Aus dem botanischen Institut der Königl. Universität Breslau.

Beiträge zur Kenntnis der Gattung Mesembrianthemum.

Inaugural-Dissertation

der Hohen
philosophischen Fakultät der Königl. Universität Breslau

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt und mit ihrer Genehmigung veröffentlicht

von

Otto Oberstein
Assistent an der agrikulturbotanischen Versuchs- und Samenkontrollstation
der Landwirtschaftskammer für die Provinz Schlesien.

Mittwoch, den 7. Dezember 1910, mittags 12 Uhr
im Musiksaal der Königl. Universität

Vortrag:

„Die Sinnesorgane der Pflanzen"

und Promotion.

Breslau 1910.
Druck von Wilh. Gottl. Korn.

Gedruckt mit Genehmigung der Hohen philosophischen Fakultät der Königl. Universität Breslau.

Referent: Prof. Dr. *F. Pax.*

Tag der mündlichen Prüfung:
am Mittwoch, dem 9. November 1910.

Meiner lieben Mutter

sowie

meiner lieben Cousine Gertrud Rissmann

in Hamburg

zugeeignet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543119_0134

Es ist gewiß eine überraschende Tatsache, daß über eine so sehr polymorphe Gattung wie *Mesembrianthemum* bisher nur relativ wenige blattanatomische Untersuchungen vorliegen. Im Jahre 1873 erschienen die Studien von Carl Hagen, Untersuchungen über die Entwicklung und Anatomie der Mesembryanthemeen, und ein Dezennium später faßte J. Fr. Dannemann eine Anzahl anatomischer Details zusammen in seinen Beiträgen zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Mesembryanthema, Halle 1883. Es liegt in der allgemeinen Fragestellung beider Arbeiten begründet, daß sie in der Schilderung des histologischen Blattbaues die wünschenswerte Ausführlichkeit vermissen lassen. Besonders gilt dies von der Abhandlung Hagens. Er erledigt die Schilderung des Blattbaues auf zwei bis drei Seiten, gibt dann einen Überblick der Entwicklungsgeschichte des Sprosses und der Blüten von der Keimpflanze an bis zur Embryobildung im Samen.

Eingehender schon sind Dannemanns auf die Blattanatomie bezüglichen Mitteilungen, wenn freilich auch er auf die damals bereits vorhandene Literatur gründlicher hätte Bezug nehmen können. Es wäre ihm dann z. B. ein systematisch so wichtiger Charakter vieler Spezies, das Vorkommen der großen Gerbstoffschläuche, nicht entgangen. Auch Dannemann studierte hauptsächlich andere Verhältnisse, wie vor allem das abweichende Dickenwachstum des Stammes sowie die Anatomie und Entwicklung der Wurzel. Immerhin aber wurde der Typus des Blattbaues in schematischer Darstellung des Querschnittsbildes so gut erkannt, daß ich sie, obschon mit manchen Erweiterungen, auch meiner Darstellung zugrunde gelegt habe.

Was die weitere einschlägige Literatur betrifft, so ist sie weit zerstreut.

Schon 1860 konnte Regnault[1]) den für alle Mesembrianthema giltigen Satz aufstellen: „Les fibres libériennes manquent absolument". Auch ist er sich klar über die früher oft verkannte Natur der Epidermalpapillen. Vor allem aber muß, und das nicht zuletzt wegen der ausgezeichneten Abbildungen, eine Arbeit des Grafen zu Solms-Laubach[2]) genannt werden, in der das Hauptgewebe verschiedener Mesembrianthemen ausführlich untersucht wird. Über die bläulichen, zarten Wachsüberzüge vieler Spezies spricht A. de Bary[3]). Zwei Jahre nach Hagens Dissertation weist dann C. Debrouck[4]) auf die trichomatische Natur der Borstenbüschel hin, die die Blätter der zur Subsektion *Barbata* gehörigen Arten krönen, auch eine längst vergessene Richtigstellung ihres morphologischen Wertes.

1877 erschien die de Barysche „Vergl. Anat. d. Veg. Organe", welche bereits viele Angaben über Blattanatomie enthält. Von der Verkorkung der Membranen der Sekretbehälter handelte ein 1879 erschienener Aufsatz von Zacharias[5]), und v. Höhnel[6]) gebührt die Priorität der Entdeckung der großen Gerbstoffschläuche vieler Spezies, die weder vor noch nach ihm als solche richtig erkannt und bezeichnet worden sind, trotzdem eigentlich die intensive Schwarzfärbung der Untersuchungs-

[1]) Ann. sc. nat. Bot. 4. sér. XIV. Paris 1860. p. 96.

[2]) Graf zu Solms-Laubach, Über einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalks in lebenden Zellmembranen. Bot. Zeit. XXIX (1871) p. 543—545.

[3]) A. de Bary, Über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeit. XXIX (1871) p. 135.

[4]) C. Debrouck, Die Pflanzenstacheln, Hanstein, Bot. Abh. II (1875) 4. Heft, p. 28.

[5]) Zacharias, Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. Bot. Zeit. XXXVII (1879) p. 641/642.

[6]) v. Höhnel, Anat. Unters. üb. einig. Sekr. Org. d. Pfl., Sitz. Ber. d. K. Akad. d. Wiss. LXXXIV, p. 592/94.

instrumente jeden Beobachter von vornherein hätte aufmerksam machen müssen.

In Wort und Bild gleich trefflich schildert dann Volkens[1]) Bau und Funktion der Blätter von *Mesembrianthemum crystallinum*. Im Jahre 1894 erschien die Bearbeitung der *Aizoaceae* von F. Pax[2]) in den „Natürlichen Pflanzenfamilien", auf die in vorliegender Abhandlung noch öfter zurückzukommen sein wird. Eine gute Abbildung der Epidermalpapillen von *M. crystallinum* gab auch Haberlandt[3]) und drei Jahre später faßte Solereder[4]) in seinem bekannten Werke nochmals eine Menge blattanatomischer Tatsachen zusammen.

In neuester Zeit ging R. Marloth[5]) näher auf den anatomischen Bau des merkwürdigen *M. truncatellum* ein. Auch gab er[6]) neben mancherlei blattanatomischen Bemerkungen eine freilich sehr schematisierte und unklare Zeichnung der Anatomie der Büschelhaare, denen er wasseraufnehmende Funktion beimißt.

Endlich müssen einige auf die Papillen der *Barbata* bezügliche Angaben Bergers[7]), dessen treffliches Buch mir vielfach als Grundlage gedient hat, erweitert, beziehungsweise berichtigt werden.

Pax[8]) gibt in seiner monographischen Arbeit den Artenreichtum der Gattung auf etwa 300 an; doch stellt sich immer mehr heraus, daß diese Schätzung zu niedrig

---

[1]) G. Volkens, Flora der ägypt. arab. Wüste. Berlin 1887.

[2]) F. Pax, Aizoaceae in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. III. 1. b. (1889). p. 33. u. f.

[3]) Haberlandt, Physiol. Pflanz. Anat. 2. Aufl. Leipzig 1896, p. 106.

[4]) H. Solereder, System. Anat. d. Dicotyled. Stuttgart 1899.

[5]) R. Marloth, Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXVII (1909) p. 370/371.

[6]) R. Marloth, Das Kapland. C. Chun, Wissensch. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped. II. 3 (1908) p. 305.

[7]) A. Berger, Mesembrianthemen und Portulacaceen, Stuttgart 1908, p. 80 ff.

[8]) F. Pax l. c. p. 45.

gegriffen ist. Selbst im Kapland und in der Karroo sind nach Berger[1]) bis jetzt kaum drei Viertel aller existierenden Arten bekannt, und Marloths[2]) Bericht lautet in gleichem Sinne: „Von der Gattung *Mesembrianthemum* sind schon (d. h. bis zum Jahre 1908) über dreihundert Arten beschrieben, viele aber warten nicht nur des Entdeckers, sondern manche der bereits entdeckten noch der Bearbeitung".

Eine Gliederung der sehr zahlreichen Arten in Sektionen verdanken wir den Arbeiten von Haworth[3]) und Salm[4]), auf die sich auch Sonder[5]) und Pax[6]) stützen. Mit gewissen Modifikationen nimmt auch Berger das Haworth-Salmsche System zur Grundlage. Es scheint im großen und ganzen den phylogenetischen Verhältnissen innerhalb der Gattung gut Rechnung zu tragen.

Untersucht wurden folgende Sippen:

I. Planifolia Haw.

1. Helianthoidea DC.: *M. glabrum* Ait.
2. Platyphylla Haw.: *M. pinnatifidum* L. *M. crystallinum* L., *M. sessiliflorum* Ait.
3. Relaxata S. Dyck: *M. relaxatum* Willd.
4. Cordifolia DC.: *M. cordifolium* L., *M. cordifolium* L. f. variegata Hort.

---

[1]) Berger l. c. p. 3.

[2]) Marloth l. c. p. 400.

[3]) Haworth, Observations on the genus Mesembryanthemum. London 1795. — Miscellania naturalia. London 1803. — Synopsis plantar. succulentarum. London 1812. — Supplementum. London 1819. — Revisiones plantarum succulentarum. London 1821.

[4]) Salm, Monographia generum Aloes et Mesembryanthemi. Düsseldorf 1836—49.

Salm, Observationes botanicae in Horto Dyckensi notatae 1820, 21, 22.

[5]) Harvey and Sonder, Flora Capensis II (1861/62) p. 387.

[6]) Pax l. c. p. 45 u. f.

Arten der vier übrigen Subsektionen (*Scaposa* DC., *Nodiflora* DC., *Tripolia* DC., *Expansa* DC.) wurden nicht untersucht.

II. Papillosa DC.

1. Geniculiflora DC.: *M. geniculiflorum* DC.
2. Crassulina S. Dyck: *M. crassulinum* DC.
3. Areolata Berger: *M. Cooperi* Hook. f.
4. Echinata S. Dyck: *M. echinatum* Ait.
5. Barbata S. Dyck: *M. barbatum* L., *M. bulbosum* Haw., *M. stelligerum* Haw., *M. intonsum* Haw.
6. Hispida DC.: *M. hispidum* L., *M. floribundum* Haw., *M. Schönlandianum* Schlechter.
7. Aspericaulia Haw.: *M. micans* L.
8. Trichomata Haw.: *M. tuberosum* L., *M. testaceum* Haw., *M. subincanum* Haw., *M. Ecklonis* S. Dyck.

Auch aus dieser Gruppe konnten vier Subsektionen (*Moniliformia* Haw., *Juncea* Haw., *Spinulifera* Haw., *Strumosa* Berger) keine Berücksichtigung finden.

III. Perfoliata Haw.

1. Uncinata Haw.: *M. perfoliatum* Mill., *M. uncinatum* Mill.
2. Vaginata S. Dyck: *M. vaginatum* Haw.
3. Tumidula Haw.: *M. tumidulum* Haw.

Es bleiben von dieser Sektion noch Vertreter zweier Subsektionen zu untersuchen, der *Rostellata* Haw. und *Geminata* Haw.

IV. Teretiuscula Haw.

1. Splendentia S. Dyck: *M. splendens* L.
2. Defoliata S. Dyck: *M. noctiflorum* L.
3. Verruculata S. Dyck: *M. verruculatum* L.
4. Cymbiformia S. Dyck: *M. Lehmannii* Eckl. und Zeyh.
5. Spinosa S. Dyck: *M. spinosum* L.

6. Corniculata Haw.: *M. reptans* Ait., *M. diversifolium* Haw.
7. Adunca S. Dyck: *M. aduncum* Haw., *M. filicaule* Haw.
8. Scabrida Haw.: *M. elegans* Jacq., *M. Brownii* Hook. f.
9. Tenuifolia S. Dyck: *M. coccineum* Haw.
10. Haworthiana DC.: *M. Haworthii* Don., *M. productum* Haw., *M. productum* var. *lepidum* S. Dyck.
11. Blanda Haw.: *M. blandum* Haw.
12. Aurea Haw.: *M. glaucum* L.

Nicht untersucht blieb nur die Subsektion *Amoena* S. Dyck.

V. Triquetra Haw.

1. Microphylla S. Dyck: *M. pulchellum* Haw.
2. Dilatata Haw.: *M. dilatatum* Haw.
3. Bracteata S. Dyck: *M. asperum* Haw.
4. Virgata Haw.: *M. virgatum* Haw.
5. Falcata DC.: *M. maximum* Haw., *M. lunatum* Willd., *M. falcatum* L.
6. Deltoidea S. Dyck: *M. caulescens* Mill., *M. deltoides* Mill., *M. deltoides* var. *muricatum* Berger.
7. Heteropetala S. Dyck: *M. lacerum* Haw., *M. heteropetalum* Haw., *M. inclaudens* Haw.
8. Rubricaulia S. Dyck: *M. filamentosum* L., *M. rubricaule* Haw.
9. Acinaciformia S. Dyck: *M. acinaciforme* L., *M. edule* L.
10. Reptantia S. Dyck: *M. crassifolium* L.
11. Sarmentosa S. Dyck: *M. geminiflorum* Haw.

Vier Subsektionen (*Lineolata* Haw., *Crocea* S. Dyck, *Forficata* Haw., *Virentia* S. Dyck) mußten unberücksichtigt bleiben.

VI. Dolabrata Berger.

1. Dolabriformia DC.: *M. dolabriforme* L.

VII. Cephalophylla Berger.

1. Capitata Haw. — Da keine der vier hierhergehörigen Spezies zu erlangen war, blieb diese Sektion ununtersucht.

VIII. Subacaulia Haw.

1. Linguiformia Haw.: *M. linguiforme* L.
2. Carinantia Haw.: *M. Rehneltianum* Berger.
3. Rhomboidea S. Dyck: *M. rhomboideum* S. Dyck.
4. Aloidea DC.: *M. vittatum* N. E. Br.
5. *Ringentia* DC.: *M. tigrinum* Haw.
6. Semiovata Haw.: *M. Bolusii* Hook. f.
7. Sphaeroidea S. Dyck: *M. truncatellum* Haw.

Folgende Subsektionen bleiben weiteren Untersuchungen vorbehalten: *Macrorhiza* DC., *Bellidiflora* Haw., *Acuta* Haw., *Teretifolia* Haw., *Calamiformia* Haw., *Gibbosa* Haw., *Difformia* S. Dyck, *Scapigera* Haw., *Rostrata* Haw., *Magnipunctata* Haw., *Obtusa* Haw., *Cordiformia* Berger.

Von den acht Sektionen der Gattung wurden sieben untersucht mit insgesamt 46 Subsektionen, deren jede in ein bis vier Vertretern studiert werden konnte. Unberücksichtigt blieb nur die einzige Sektion der *Cephalophylla*.

Außer den genannten 68 beschriebenen Spezies kamen noch zur Untersuchung drei weitere Arten aus dem Breslauer Herbar, die bisher noch nicht publiziert worden sind, nämlich *M. Maximilianum* Schlechter (n. 10 817.), *M. platysepalum* Schlechter (n. 10 998.), *M. drepanophyllum* Schlechter (n. 8854.). Über die Zugehörigkeit dieser Arten zu bestimmten Sektionen wird später berichtet werden.

A. Der Blattbau.

1. Das Querschnittsbild.

Die Millionen leuchtender Mesembrianthemumblüten, die zur Frühlingszeit in ihrer Heimat „die Luft über den

Abhängen mit purpurnem Lichte erfüllen und alle Felsen und Pflanzen der gegenüberliegenden Halden mit gleichem Scheine überziehen"[1]), sind morphologisch ziemlich übereinstimmend gebaut, sodaß die Blütenmorphologie doch nur in beschränktem Maße für die Systematik Verwendung finden kann. Umso vielgestaltiger ist die vegetative Sphäre ausgebildet, und namentlich die Blätter und Sproßverhältnisse ermöglichen einen systematischen Überblick über die wunderbare Formenmannigfaltigkeit der Gattung.

Die Blätter stehen bei den weitaus meisten Spezies in alternierenden, zweizähligen Quirlen. Als Ausnahme kommt auch Dreizähligkeit der Blattquirle vor, wie ich an einem kultivierten Exemplar von *M. noctiflorum* beobachten konnte. Anderseits aber sind z. B. bei *M. crystallinum* nur die Blätter der unteren Stengelpartien gegenständig, die übrigen wechselständig, und *M. linguiforme* zeigt zweizählige Quirle, die superponiert sind, ordnet also ihre Blätter in zwei seitlichen Orthostichen am Stengel an.

Nur bei wenigen Formen tritt ein Blattstiel in die Erscheinung, so beispielsweise bei *M. crystallinum* im basalen Teile des primären Sprosses. Im übrigen sind die Blätter sitzend und am Grunde ⌣, oft sehr weit, scheidenartig vereint. Während *M. spinosum* fast gar keine Verwachsung der beiden Blattbasen aufweist, bilden andere Typen eine gleitende Entwicklungsreihe, an der man ganz allmählich verfolgen kann, wie der Scheidenteil immer mehr die Spreite an Mächtigkeit der Ausbildung übertrifft. So wurde z. B. bei *M. geminiflorum* die Blattscheide 8 mm lang gemessen bei 3 cm Spreitenlänge; bei *M. vaginatum* sind beide Teile gleichlang, etwa 1 cm; bei *M. perfoliatum* übertrifft die Scheidenlänge von 2½ cm die der Spreite um 1 cm. Der extreme Endpunkt dieser Entwicklungsreihe wird bei *M. truncatellum* erreicht. Hier ist eine Spreite so gut wie gar nicht mehr zu erkennen;

[1]) Marloth l. c. p. 221.

das Blattpaar ist der Länge nach vollkommen scheidig verwachsen und stellt ein umgekehrt kegelförmiges Gebilde dar. Nur oben auf der Kreiselfläche machen sich die Blattoberseiten der rudimentären Spreiten kenntlich als die Wandflächen eines schmalen und nur wenige Millimeter tiefen, keilförmigen Spalts, der transversal orientiert ist.

Bemerkenswert zur Kennzeichnung der Insertionsverhältnisse ist die Differenzierung der Sprosse, zumal bei den strauchigen Formen, in Lang- und Kurztriebe. Letztere sind durch $\pm$ stark gestauchte Internodien charakterisiert und bedingen einen buschigen Habitus.

Ganz allgemein sind die Blattbasen oberseits löffelartig ausgehöhlt zur Aufnahme der zarten Achselsprosse oder der jüngsten Blattpaare, und es ist eine anatomisch interessante Tatsache, daß hier in der Blattachsel stets ein Wassergewebe ausgebildet ist, das bis zur oberseitigen Epidermis reicht und das chlorophyllhaltige Gewebe daselbst verdrängt. Selbst für Arten, die sonst überhaupt keinen inneren Wasserspeicher besitzen, gilt das Gesagte. Auch bei dem merkwürdigen *M. truncatellum* finden wir diese Verhältnisse wieder. Es steckt hier am Grunde des kreiselförmigen Blattpaares, mit dem Spalt um 90° gedreht, in einer umgekehrt kegelförmigen Höhlung das nächstjüngere Blattpaar. Dieses wächst heran und sprengt die scheidige Hülle des nächstälteren, vertrocknenden, das wie eine Schlangenhaut sich abstreift. Die ganze Höhle aber ist von einem subepidermalen Wassergewebe umgeben. Auch bei dieser Art, die auf den ersten Blick völlig unverzweigt erscheint, finden sich in der Achsel der Blätter Kurztriebe, die bisher der Beobachtung sich entzogen haben. Ich konnte diese Verhältnisse an einem abgeblühten Exemplar des Breslauer Botanischen Gartens studieren.

Die durch die beiden konkaven Blattbasen gebildete Höhlung war sehr stark entwickelt; mitten hindurch ging der Blütenstiel, der die vertrocknete Blüte zum Spalt

heraushob. Rechts und links davon, also in der Mediane des Blattpaares, standen zwei Achselblattpaare, die freilich im Bau etwas von der geschilderten Normalstruktur abwichen. Die scheidige Verwachsung erstreckte sich bei ihnen noch nicht bis zur Kreiselfläche, vielmehr stellte der Spalt einen vollen Durchmesser derselben dar. Erst etwas tiefer begann die scheidenartige Verwachsung der Blatträndер, der Spalt wurde keilförmig.

Bezüglich der äußeren Blattgestalt lassen sich zwei Grundformen unterscheiden, die freilich durch Übergänge miteinander verbunden sind. Die erste Form trägt flache Blattspreiten (*M. cordifolium*, *crystallinum* u. a.), die andere prismatische Blätter, + dreikantig (*M. edule*, *lepidum*, *pulchellum*). Übergangsbildungen stellen z. B. dar *M. geniculiflorum*, *linguiforme* u. a. Durch Abrundung der unteren Kielkante allein oder sämtlicher Kanten können halbstielrunde bis stielrunde Blattgestalten resultieren.

Dabei zeigen diese Blätter der zweiten Grundform eine + ausgesprochene Profilstellung. Die jugendlichen Blattpaare, sei es des Hauptsprosses, sei es der Achselsprosse, sind mit ihren Scheiden meist seitlich sehr stark zusammengedrückt. Bei *M. maximum* ist es besonders auffallend; die papierdünnen, jugendlichen Blattpaare erinnern lebhaft an Phyllodienbildungen.

Anders wieder liegen die Verhältnisse bei den stielrunden Blättern, z. B. der *Barbata*. Hier sind die jungen Blättchen anfangs winzige Höckerchen, gekrönt von einem mächtigen Endhaarschopf, der glitzernd aus den Blattachseln hervorragt.

Hinsichtlich des Blattquerschnitts lassen sich unter Berücksichtigung morphologischer und anatomischer Merkmale folgende Typen unterscheiden:

I. Blätter flache Spreiten bildend.

1. Typus: Ohne peripheres Wassergewebe.
2. Typus: Mit peripherem Wassergewebe, d. h. mit papillöser Epidermis. *(M. crystallinum.)*

II. Blätter mit prismatischer Spreitenausbildung.

Hier ist die Blattunterseite nicht flach, sondern sie ist durch Vorspringen einer Kielkante in zwei prismenflächenartig zusammenstoßende Seitenflächen zerlegt. Eine dreikantig prismatische Blattgestalt erscheint also hier als Grundschema, wie wir es bei *M. rubricaule*, *edule* z. B. in schöner Ausbildung antreffen. Durch Abrundung, bei *M. tuberosum*, deren Blätter zum Teil vierkantig sind, sogar durch flächenhafte Abstumpfung gewisser Kanten, entsteht eine Polymorphie in dieser Gruppe, die durch Kombination mit anatomischen Merkmalen noch gesteigert wird. Ehe wir einen Überblick über die hier unterscheidbaren Typen der prismatischen Blattgestalt geben, soll zuerst ein Schema gewonnen werden für die regionale Blattquerschnittsgliederung unter anatomischen Gesichtspunkten.

In Anlehnung an Dannemanns[1]) Zonalgliederung lassen sich von außen nach innen fünf Zonen unterscheiden: 1. Die Epidermis, 2. die Assimilationszone, 3. die Zone der Nebenbündel, wie ich sie zweckmäßiger bezeichnen möchte*), 4. die Innenzone von Wassergewebe, 5. das davon umgebene zentrale Hauptbündel.

Konstant und in allen Fällen treten die Zonen 1, 2, 3 und 5 auf, anatomisch freilich oft sehr verschiedenartig ausgebildet. Fehlen aber kann die 4. Zone, d. h. das typische Wassergewebe, wobei ein solches verstanden sein soll, das in bei weitem überwiegenden Maße nur der Wasserspeicherung dient, also völlig chlorophyllfrei ist oder nur ganz vereinzelte Chloroplasten noch birgt.

Es ergibt sich demnach folgende weitere Gliederung:

A. Peripherer Wasserspeicher fehlt.

3. Typus: Das innere Wassergewebe allein ist vorhanden, beschränkt sich aber auf Zone 4. *(M. caulescens.)*

[1]) J. F. Dannemann l. c. p. 6.

*) Dannemann spricht von „sekundären Blattbündeln". (l. c. p. 9.)

4. Typus: Das ebenfalls allein vorhandene innere Wassergewebe durchbricht an den Kanten die Zone 2, so das Assimilationsgewebe in drei Längsstreifen zerlegend, und springt bis Zone 1 vor. *(M. heteropetalum, M. diversifolium.)*

5. Typus: Die Verhältnisse liegen wie bei Typus 4, nur springt das Wassergewebe an den Kanten in Form von leistenförmigen, durchscheinenden Umsäumungen vor, die Epidermis daselbst in scharfer Schneide mit + starker Zähnelung ebenfalls vorstülpend. *(M. acinaciforme, filamentosum, heteropetalum* u. a.)

B. Peripherer Wasserspeicher in Gestalt papillöser Epidermiszellen entwickelt.

6. Typus: Inneres Wassergewebe auf Zone 4 beschränkt. *(M. floribundum, intonsum, echinatum, Ecklonis* u. a.)

7. Typus: In allen Punkten mit Typus 6 übereinstimmend, nur springt Zone 4 an den Kanten gegen Zone 1 vor, daselbst den Assimilationsgürtel durchbrechend. *(M. pulchellum.)*

8. Typus: Ein innerer Wasserspeicher fehlt gänzlich, es ist also nur der periphere allein entwickelt. *(M. crassulinum, relaxatum, geniculiflorum* u. a.)

Für alle Typen aber gilt, wie bereits früher betont, der Satz: Oberseits an der Blattbasis ist das Assimilationsgewebe durch Wassergewebe ersetzt. Ja bei *M. truncatellum* erstreckt sich diese Verdrängung der chlorophyllführenden Zone nahezu über die ganze Oberseite der beiden Blätter des Blattpaares. Die kreiselförmige Höhlung ist von Wassergewebe umgeben. Aber auch weiter nach oben zu findet sich unter den zentral verwachsenen Epidermen des Blattpaares kein Chlorophyll, und selbst die Wandungen des Spalts bedecken blattgrünfreies Wassergewebe. Nur an der Umbiegungsstelle der Kreiseloberfläche nach

dem Spalt zu findet sich subepidermales Assimilationsgewebe.

Der Blattquerschnitt ist im Falle der prismatischen Grundform ausgesprochen dreieckig *(M. edule)*, oft sehr schmal gleichschenklig-dreieckig *(M. maximum)*. Bei den Blättern mit Wassergewebsleisten an den Kanten sind dann die Ecken des Dreiecks etwas ausgezogen. *(M. lacerum)*. Am ehesten zeigt die Kielkante — am Blattgrunde bei fast allen Formen — eine Abrundung. Erstreckt sich diese höher hinauf, so resultiert ein halbkreisförmiger Blattquerschnitt *(M. Rehneltianum)*. Ferner können die drei Seitenflächen + starke Ausbiegungen *(M. verruculatum)* oder Einbiegungen *(M. inclaudens)* zeigen. Es ergeben sich dann Dreiecke mit + stark auswärts oder einwärts gewölbten Seiten als Querschnittsbilder. Treten Abrundungen der Kanten und Konvexität der Flächen in Kombination miteinander auf, so bekommen wir + kreisförmige Querschnittsbilder.

Oft sind übrigens diese Blattquerschnitte ein und desselben Blattes, in verschiedener Höhe geführt, verschieden. Selbstverständlich ist das für den oberseits löffelartig ausgehöhlten Blattgrund, wo stets eine konkav verlaufende Linie den Querschnitt oberseits begrenzen wird. Aber auch abgesehen davon bestehen diese Verschiedenheiten. So zeigt *M. dolabriforme* basalwärts einen rundlichen, nahe der Spitze aber durch transversale Abstumpfung der Seitenkanten einen konvex-zweieckigen Querschnitt. Bei *M. tuberosum* tritt in einer bestimmten Region statt der sonst bogig abgerundeten Kielkante direkt eine Abstumpfungsfläche auf, sodaß dort als Querschnittsbild sich ein Viereck mit abgerundeten Ecken ergibt.

Auch verändert sich der Querschnitt in seiner Gestaltung je nach dem Alter der Blätter. Bekanntlich sind dieselben vielfach in der Jugend stark seitlich zusammengedrückt. So kann dann das Querschnittsdreieck sehr schmal und gleichschenklig werden mit sehr schwach entwickelter, der Oberseite entsprechender Basis. Der

Querschnitt z. B. durch jugendliche Blätter von *M. maximum* ist direkt dem Querschnittsdreieck einer Messerschneide vergleichbar. Junge Blätter von *M. echinatum* haben einen + halbkreisförmigen, alte einen kreisrunden Blattquerschnitt.

2. Die histologischen Gewebesysteme.

a) Das Hautsystem.

Die Elemente des Hautsystems spielen biologisch eine doppelte Rolle. Stets haben sie als Nebenfunktion die Aufgabe, Wasser zu speichern, auch ohne zu diesem Zweck anatomisch besonders ausgebildet zu sein. Auf diesen Punkt wird später noch zurückgekommen werden.

Die Epidermiszellen sind bei den papillentragenden Arten oft von überraschend verschiedener Größe und Gestalt. Zwar gibt es hier auch Typen, bei denen erst die Tendenz hierzu bemerkbar ist, d. h. wo die Papillen weder in Größe noch in Gestalt sonderlich auffällig hervortreten *(M. noctiflorum)*. Um so ausgesprochener aber wird die Verschiedenheit bei den Spezies der *Barbata*, die vielleicht einzig im Pflanzenreich dastehen dürfte. Die normalen Zellen des Hautgewebes sind bei den papillösen Formen flach, kaum ein wenig auswärts gewölbt, und von bescheidenen Dimensionen, 20 μ Höhe bei etwa 30 μ Breite und 60 μ Länge. In der Flächenansicht sind sie meist unregelmäßig, mitunter polygonal umgrenzt, und kein Idioblast unterbricht ihr lückenloses, auch der Stomata entbehrendes Zellgefüge oberseits in der Blattachsel. In den anderen Blattteilen aber wird ihr Maschenwerk unterbrochen von den Papillen, die im Mittel 700 Mal, im Maximum 8000 bis 10 000 Mal größere Elemente darstellen. 1000 μ Länge bei 400 μ Breite und 500 μ Höhe sind Maßzahlen, die den Extremfall noch nicht einmal andeuten. Zwischen die gewöhnlichen, interpapillären Epidermiszellen sind dann auch die Spaltöffnungen eingestreut.

Die Membranen sind bei diesem Formenkreis zart, nur sehr schwach von Calcium-Oxalat, das wohl bei kei-

nem *Mesembrianthemum* ganz fehlt, inkrustiert, sodaß sie für mittelstarke Vergrößerungen hyalin erscheinen. Bei stärkerer Vergrößerung allerdings bemerkt man auch hier in der Außenmembran, besonders der Papillen, feine Körnchen von oxalsaurem Kalk. In verdünnter Essigsäure unlöslich, verschwindet die Körnelung in konzentrierter Salzsäure, zumal beim Erwärmen, und bei Zusatz von Schwefelsäure wandeln sich die Kristalle in zierliche Gipsnadeln um, die sich dann vielfach, wie ich z. B. an den Papillen von *M. Cooperi* schön beobachten konnte, um verschiedene Zentren strahlig gruppieren und so auf den Papillen kleine Gruppen von Sternchen in die Erscheinung treten lassen. Auch Graf zu Solms-Laubach hat diese Tatsachen bereits beobachtet[1]).

Nur bei wenigen papillösen Formen tritt hierzu noch eine körnelige Auflagerung von Wachs, so bei *M. relaxatum* und einigen anderen, besonders an jungen oder sehr sonnig stehenden älteren Blättern. Überhaupt ist die Quantität der genannten Ein- und Auflagerungen von Calciumoxalat und Wachs sehr variabel, je nach den äußeren, ökologischen Bedingungen.

Nebenzellen fehlen den Spaltöffnungsapparaten der meisten papillösen Formen. Ist doch einmal der interpapilläre Raum ohnedies beengt und sind doch ferner die Schließzellen hier nicht eingesenkt.

Anders bei den Typen, die der Papillen entbehren. Hier sind der Mehrzahl nach zwei Nebenzellen vorhanden, die dann auch meist ihrer Funktion zur Halb- bezw. Ganzversenkung der Schließzellen dienen. Sie zeigen eine deutliche Tendenz zur Querorientierung. Während bei den papillentragenden Arten unregelmäßige Konturen der Epidermiszellen im Flächenschnitt die Regel bilden, sind hier diese Zellen, von oben gesehen, fast stets scharf polygonal, oft der Mehrzahl nach sechseckig, begrenzt.

[1]) Graf zu Solms-Laubach, Über einige geformte etc. l. c. p. 511.

Nur in seltenen Fällen fehlt eine Auflageruug von Wachskörnchen selbst in Jugendstadien völlig und ist auch der Calcium-Oxalatgehalt der Membran nur sehr gering *(M. inclaudens);* meist sind die jugendlichen, oft auch die alten Blätter *(M. deltoides)* stets von mehr oder weniger dichtem, abwischbarem Reif von Wachskörnchen bedeckt, die ein charakteristisches, bläuliches Aussehen der Blätter bedingen. Dazu gesellt sich, quantitativ umgekehrt proportional und mit dem Alter der Blätter zunehmend, eine oft überaus starke Inkrustierung der mitunter sehr dicken Außenmembran mit oxalsaurem Kalk. Diese doppelte Natur der die „glaucedo" bedingenden Substanzen hebt schon de Bary hervor. Auch die Reciprocität der Mengenverhältnisse scheint er andeuten zu wollen, wenn er [1]) sagt: „Bei *M. lacerum* u. a. rührt das Ansehen der Oberfläche von beiden Körpern gleichmäßig her; bei andern, wie *M. Lehmannii*, allein oder doch ganz vorzugsweise von der Kalkeinlagerung." Daß aber diese Körnchen von Kalkoxalat wirkliche Kristalle darstellen, geht aus den Versuchen Solms-Laubachs[2]) in polarisiertem Licht hervor, die es verdienen, der Vergessenheit entrissen zu werden. Er beobachtete ein helles Aufleuchten der Körner bei gekreuzter Stellung der Nicols, und „bei Einschaltung eines Rot I. Ordnung gebenden Gipsplättchens erglänzten sie bei *M. Lehmannii* in den schönsten und lebhaftesten gelben und blauen Farbentönen". Sie sollen nach Solms-Laubach dem klinorhombischen Kristallsystem angehören. Auch die bemerkenswerte Tatsache, daß bei einigen Arten die Stellen stärkster Einlagerung lokalisiert sind und als Streifen oder kreideweiße Punkte hervortreten *(M. tigrinum, rhomboideum)*, hat schon Solms-Laubach beobachtet. Ausführlich beschreibt er die Membranschichten schwächerer und stärk-

[1]) A. de Bary, Über die Wachsüberzüge der Epidermis, l. c. p. 135/136.

[2]) Solms-Laubach, Über einige geformte usw. l. c. p. 547.

ster Körnelung der Außenwände, und von dem merkwürdigen, gleichsam backenzahnförmig gestalteten Epidermiszellen des *M. Lehmannii* gibt Graf zu Solms-Laubach eine mit meinen eigenen Beobachtungen völlig übereinstimmende, genaue Beschreibung und Abbildung. Dasselbe gilt in Bezug auf seine Mitteilungen über *M. rhomboideum.*

Während die meisten Typen dieser der Papillen entbehrenden Spezies im Flächenschnitt das erwähnte Mosaik vieleckiger, durch die Körnelungen trüb durchscheinender Zellen bieten, ist das mikroskopische Bild bei *M. Lehmannii* und einigen anderen (*M. truncatellum* auf der Kreiselfläche!) ein sehr abweichendes. Man erblickt eine Menge ringartiger, stark inkrustierter Gebilde, welche schwächer gekörnelte Zentralpartieen umschließen und zwischen sich hellere, kleine, meist dreieckige Fleckchen durchschimmern lassen. Der Querschnitt lehrt, daß die Zellen, wie Solms-Laubach[1]) sich ausdrückt, „sich in Form von rundlichen, mit einer zentralen Depression versehenen Papillen über die Fläche erheben." Die Außenmembran dieser Zellen ist sehr dick, und diese Verdickung greift an den Radialwänden leistenartig bis fast zur Zellbasis hinab. So erklärt sich der Ring scheinbar stärkerer Körnelung aus der bedeutenderen Mächtigkeit der inkrustierten Schichten, durch die man im Flächenschnitt in den peripheren Zellteilen hindurchsieht. Dazu kommt, daß letztere tatsächlich auch noch ringwallartig vorgewölbt sind. Die mächtige Einlagerung von Kalkoxalat aber ist in der gesamten Außenmembran gleich stark.

Das Gegenteil ist der Fall z. B. bei *M. rhomboideum.* Da gibt es Zellkomplexe mit stärkster Körnelung und solche mit bei weitem schwächerer. Auffallend schwach inkrustiert sind die übrigens auch dünneren Außenmem-

[1]) Solms-Laubach, Über einige geformte Vorkommnisse usw. l. c. p. 543—545.

branen besonders der Nebenzellen, die hier und noch bei einigen anderen Arten im Flächenschnitt sich deutlich von den trüberen Elementen des übrigen Zellgefüges abheben.

Jene punkt- oder strichförmigen Partieen stärkster Verkalkung entbehren meist auch völlig der Spaltöffnungsapparate. Hier liegen unter ihnen Gerbstoffschläuche, die das Assimilationsgewebe verdrängen. Aber auch bei Arten, die keine solche Lokalisation stärkster Körnelung zeigen, finden sich jene rundlichen Epidermalpartieen, die als spaltöffnungslos sich erweisen. Die Gerbschläuche erscheinen weit gegen die Epidermis hin ins Mesophyll vorgeschoben.

Bei einigen Spezies sind fast alle Zellen des Hautgewebes trichomatisch entwickelt *(M. Ecklonis)*, wiederum in andern Fällen nur in mehr oder weniger geringer Zahl. Immer aber ist hier, im Gegensatz zu den Formen der papillentragenden Arten, die Außenmembran kräftiger entwickelt als dort und sehr stark von oxalsaurem Kalk getrübt.

So verschieden aber auch die Gestalt und der Umriss der Zellen sein mag, immer sind sie auf der Oberseite der Blattbasis flach und spaltöffnungsfrei. Ja bei einigen Arten verliert sich dort sogar die sonst so charakteristische ausgesprochene Vieleckigkeit. Die Umrisse werden unregelmäßig, die Radialwände wellblechartig sich ineinander verzahnend *(M. pulchellum)*. Bei *M. truncatellum* gilt dies sogar schon für die Wandungen des Spalts, die doch den apikalen Oberseiten des sonst so ganz andere Zellformen bietenden Blattpaares entsprechen.

b. Das Absorbtionssystem.

Organe, die wenigstens von manchen Forschern als wasseraufnehmende bezeichnet werden, treten nur bei der Subsektion der *Barbata* auf.

Hier finden wir jedes Blatt an der Spitze gekrönt von einem Schopf langer, mehr oder weniger strahlig

divergierender Trichome. In der Jugend wasserhell glitzernd und glänzend, färben sich die Membranen dieser einzelligen Haare später vielfach rotbraun. Dabei sitzen sie bei *M. bulbosum* und *stelligerum* in becherförmigen Emergenzen, die dann + rechtwinkelig nach außen gebogen sind. Mit Unrecht hat man [1]) diese Trichome auch neuerdings [2]) noch den äußerlich allerdings entfernt ähnlichen Mamillarienstacheln verglichen. Aber schon Debrouck[3]) wies mit Recht auf die morphologische Unklarheit dieses Vergleichs hin. Sind nun auch nicht alle Büschelhaare, wie der letztgenannte Forscher sagt, „echte Trichome einfachster Art," so sind doch zweifellos auch die in Emergenzbechern sitzenden Borsten Trichombildungen und nicht phyllomatischer Natur wie die Mamillarienstacheln.

Das Studium der Entwickelung der Büschel von Haaren ergibt die Tatsache, daß sie dem Wachstum des sie tragenden Blattes weit voraneilen. Längst haben sie ihre vollkommene Größe erreicht und strahlen aus den Blattachseln heraus, wenn die sie tragenden Blätter selbst noch als winzige Höckerchen erscheinen.

Es liegt nahe, den Grund hierfür in einer besonderen biologischen Funktion zu suchen, und in der Tat sieht Marloth[4]) in ihnen Aufnahmeorgane für tropfbar flüssiges Wasser, vor allem für Tautropfen, und er führt auch Experimente an, die für seine Auffassung sprechen sollen. Er umwickelte die Wurzeln zweier *Crassula*- und *Cotyledon*-Arten mit Stanniol und legte beide des Nachts ins Freie, das eine durch ein darübergestülptes Stück Pappe gegen den Tau geschützt. Sobald am Morgen das freiliegende getrocknet war, wog er beide, und stellte bei dem unbedeckt gewesenen eine Gewichtszunahme von 5—6 % fest. Bei einer anderen Versuchsanordnung benetzte er einfach

[1]) Berger l. c. p. 5.
[2]) Hegi, Über die Mesembrianthemen. Gartenflora LIX. (1910) p. 12.
[3]) Debrouck, Über Pflanzenstacheln l. c. p. 28.
[4]) Marloth l. c. p. 303 ff.

unverletzte Blätter und Zweige mit Wasser und wies dann (für *Crassula-* und *Anacampseros*arten) eine Zunahme des Eigengewichts von bis 25 % nach, die während 12 Stunden erfolgt war. Für *Mesembrianthemum* freilich gibt er Zahlen nicht an. Doch will er an *M. densum* ähnliche Beobachtungen gemacht haben. Ja man soll die wasserabsorbierende Tätigkeit der Trichome sogar unter dem Mikroskop direkt sehen [1]) und die Zunahme an Turgeszenz mit den Augen verfolgen können. Mir gelang es trotz wiederholter Versuche nicht, diese Beobachtungen bestätigt zu sehen. Abgesehen davon, daß die Gewichtszunahme von 5 bis 6 % eine immerhin geringe ist, scheinen mir vor allem schwerwiegende anatomische Gründe gegen die Auffassung Marloths zu sprechen. Die Anatomie der Haarbüschel aber, bis jetzt so gut wie gar nicht studiert — die Skizze bei Marloth[2]) deutet den Sachverhalt eben nur an — ist folgende.

An jungen Blättern erstreckt sich der chlorophyllgrüne Mantel bis unter die Blattspitze. Hier tritt in einer zentralen Partie das Wassergewebe bis an die Epidermis oder die hyaline Emergenzkappe heran, von den Gefäßbündelendigungen bis zu derem Grunde durchzogen. Verkorkung ist zunächst nicht vorhanden, die Haare selbst verdünnen ihre Membran auffällig in dem in der Emergenz sitzenden Basalteil, und zahlreiche Tüpfelkanäle verbinden denselben mit den Emergenzzellen. Bis hierher stünden also die Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen in keinem Wiederspruch mit Marloths Annahme. Anders bei älteren Blättern. Es verkorken die Emergenzzellen, ja sogar die Membranen der ganzen darunterliegenden Blattspitze. Und dazu kommt, daß sich zwischen dieser Korkkappe und dem lebenden übrigen Blatt ein typisches Phellogen herausdifferenziert, das auch einem Phelloderm den Ursprung gibt. All diese Verhältnisse sind mit der

[1]) Marloth l. c. p. 307.
[2]) Marloth l. c. p. 305, Fig. 121, Abb. 2c.

wasserabsorbierenden Funktion der Haarbüschel gewiß nicht vereinbar.

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen möchte ich also der wasseraufnehmenden Funktion zum mindesten für ältere Stadien widersprechen. Aber auch für junge Blätter möchte ich diesen Sachverhalt vorläufig noch bezweifeln. Dagegen scheint mir eine andere Funktion der Borstenbüschel an jungen Blättern sehr wahrscheinlich, nämlich die des Transpirationsschutzes für die zarten Blatthöckerchen. So erklärt sich auch zur Genüge das Vorauseilen der Borsten im Wachstum und damit zugleich der anatomische Bau der Spitzen junger Blätter. Auch wird es erklärlich, daß die Gefäße des Zentralbündels von Anfang an bis zur Basis derjenigen Blattorgane verlaufen, denen in der Jugend eine so wichtige biologische Aufgabe zufällt. Später aber werden die Haarbüschel funktionslos, es brechen auch vielfach die Borsten ab, und die Korkkappe hat allein die Aufgabe, den der intensivsten Sonnenstrahlung am meisten exponierten obersten Blattteil wirksam gegen Verdunstungsverlust zu schützen.

Dieses merkwürdige Verhalten der Arten der *Barbata* findet sein vollständiges Analogon in der auf das Kapland beschränkten Familie der *Bruniaceae*. Auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen der Blattspitzen kommt R. Kirchner[1]) zu denselben biologischen Schlußfolgerungen, wie sie soeben für die *Barbata* auseinandergesetzt wurden. Offenbar liegt hier eine interessante Convergenzerscheinung vor zwischen an sich im System weit entfernten Pflanzengruppen, die aber unter denselben ökologischen Bedingungen wachsen. Ob noch weitere Fälle das gleiche Verhalten der Blattspitzen zeigen wie die *Bruniaceen* und die genannten *Mesembrianthemum*arten, müssen erst fernere Untersuchungen ergeben. Jedenfalls war

[1]) R. Kirchner, Beiträge Kennt. Bruniaceen. Diss. Breslau (1904) p. 25—27.

Kirchner[1]) seiner Zeit geneigt, in den Korkkappen der Blattspitzen einen auf die *Bruniaceen* beschränkten Familiencharakter zu erblicken.

c) Das Assimilationssystem.

Bei keiner der untersuchten Arten findet sich eine Differenzierung in Pallisaden- und Schwammparenchym vor. Vielmehr sind sämtliche Blätter von isolateralem Bau, und ihre Chlorophyllzellen stellen nach de Bary[2]) die „rundzellige Form" allseitig entwickelten Pallisadenparechyms dar. Ganz allgemein nimmt dabei die Radialstreckung sowie das Volumen der Zellen gegen die Mitte zu, der Gehalt an Blattgrün in demselben Maße ab. Bei vielen Typen hört dann schon in der Nebenbündelzone jeder Chlorophyllgehalt der Zellen auf, das innere Wassergewebe ist chlorophyllfrei *(M. verruculatum* u. a.).

Für das andere Extrem führt schon Dannemann[3]) *M. splendens* an, wo „alle Zellen bis zum axilen Bündel hin", chlorophyllhaltig sind. Solche Formen ohne inneres Wassergewebe sind es, bei denen die mittleren Chlorophyllzellen dann oft sehr starke, schlauchförmige Radialstreckung zeigen *(M. splendens, geniculiflorum)*. Bei anderen Blättern freilich *(M. crystallinum)* sind diese Unterschiede zwischen den rundlichen Zellen der Peripherie und den schlauchförmigen im Zentrum des Mesophylls lange nicht so in die Augen springend.

Wie schon früher hervorgehoben, ist durchgehends das chlorophyllhaltige Gewebe in den Blattachseln durch Wassergewebe ersetzt. Auch stellen an den Blattkanten hyaline Streifen vielfach eine Kommunikation zwischen dem inneren und äußeren Wassergewebe her *(M. lacerum)*. Diese durchscheinenden Blattkanten bestehen dann, wie schon Dannemann richtig gefunden hat, aus chloro-

[1]) R. Kirchner l. c. p. 28.
[2]) A. de Bary, Anatomie l. c. p. 425.
[3]) Dannemann l. c. p. 8.

phylllosem Gewebe, dessen Zellen sich jedoch nicht durch besondere Größe auszeichnen. Wohl aber finden sich bei sehr vielen Spezies, sowohl in diesem hyalinen Kantengewebe als auch sonst allenthalben in den Assimilationsgürtel eingesprengt, sehr große Idioblasten, über deren lange verkannte Natur später noch berichtet werden wird.

Beachtenswert ist das Verhalten des interessanten *M. truncatellum*. Unter der ganzen Kreiselfläche liegt hier kein Assimilationsgewebe, außer an der Kreisperipherie und den Rändern des Spaltes; wohl aber kleidet ein mehrschichtiger Mantel von Pallisadenzellen die Seitenwände des „Korpuskels", wie man das kreiselige Gebilde vielfach genannt hat, aus.

d) Das Durchlüftungssystem.

Wenn schon früher betont wurde, daß die Spaltöffnungen bei den papillösen Formen nicht eingesenkt und der Regel nach ohne Nebenzellen im Niveau der Normalepidermis liegen, so entbehren sie doch nicht des Transpirationsschutzes. Vielmehr stellen die sich mächtig vorwölbenden Papillen, die bei jungen Blättern direkt mit den Seitenwandungen aneinanderstoßen, eine Art gemeinsamer, äußerer Atemhöhle dar für die interpapillär gelegenen Stomata.

Anderseits aber sind bei sehr vielen Arten die Schließzellen halb eingesenkt, indem sie dann an der unteren Hälfte ihrer im allgemeinen quer zum Blatt orientierten Nebenzellen inseriert sind (*M. lepidum* u. a.). Kleine Cutinleisten bilden dann eine äußere Atemhöhle über der Zentralspalte.

Als Mittelwert sämtlicher gemessener Schließzellen ergibt sich etwa 35 μ Länge bei 10 μ Breite und 15 μ Höhe. Im allgemeinen sind die halb und ganz eingesenkten Spaltöffnungen von etwas stattlicheren Dimensionen, besonders in der Länge.

Merkwürdig erscheinen auch die Spaltöffnungsapparate bei *M. truncatellum*. Auf der Kreiselfläche er-

blickt man im Flächenschnitt statt der Schließzellen nur zipfelig ausgezogene Lücken, aus deren Tiefe die Stomata emporschimmern. Die Schließzellen sind hier tief versenkt, und ihre Neben- und Nachbarzellen wölben sich alle mehr oder weniger gegen die resultierende, accessorische Außenatemhöhle zu vor. An den Seiten der oberen Kreiselhälfte aber und weiterhin gegen den Spalt hinunter finden wir nur halbversenkte Schließzellen, und schließlich liegen etwa in halber Höhe des Kreisels die Schließzellen auf dem Kegelstumpfmantel in gleichem Niveau mit ihren beiden Nebenzellen.

Am tiefsten eingesenkt aber erwiesen sich die Spaltöffnungen von *M. Lehmannii*. Hier kommen selbst die beiden Nebenzellen tief unter die Epidermisebene zu liegen; und die benachbarten Epidermalzellen begrenzen, sich verschieden weit vorwölbend, auch hier eine accessorische, tiefe, äußere Atemhöhle, die im Flächenschnitt als zipfeliger Interzellularraum in die Erscheinung tritt.

Die innere Atemhöhle ist wie alle Interzellularen des Mesophylls klein und allenthalben auf ein Minimum beschränkt. Es hängt mit dem erwähnten Mangel jeglichen Schwammparenchyms zusammen, daß die Zwischenzellräume des Mesophylls, wenn überhaupt vorhanden, auf die notwendigen Lücken beschränkt sind, die durch die dichte Aneinanderfügung abgerundeter Zellen sich ergeben.

e) Das Speichersystem.

Bei so ausgesprochener Succulenz, wie sie bei den *Mesembrianthemum*arten in die Erscheinung tritt, wird man von vornherein ein wohlentwickeltes Speichersystem erwarten dürfen, und in der Tat ist ein solches gut ausgebildet. Ja bei einer erheblichen Anzahl von Arten sind sogar zwei Speichersysteme vorhanden, ein inneres und ein äußeres. Bei anderen wiederum findet sich entweder das eine oder das andere.

Wie schon früher betont, stellen die oft sehr großen Papillen den peripheren Wasserspeicher dar. An Vo-

lumen die Normalzellen der Epidermis oft vieltausend übertreffend, zeigen sie bei den einzelnen Spezies die mannigfaltigsten Gestalten.

Im einfachsten Fall sind sie flach gewölbt wie bei *M. crassulinum*, oder sie sind blasig vorgestülpt, wie bei *M. crystallinum*. Gerade von dieser Art sind sie wohl am längsten bekannt und vielfach beschrieben und abgebildet worden[1]).

Aber schon bei dieser Art zeigen die Papillen auf der Blattoberseite, ganz besonders in der Jugend, Trichomfortsätze, die vielfach wie der Hals einer Retorte umgebogen sind. Sehr eigenartig sind die oft langzipfelig ausgezogenen, wie gläsern schimmernden Papillen an manchen jungen Blättern von *M. echinatum*. Im Alter werden sie dann matt und wie von milchglasartig trüber Beschaffenheit infolge vermehrter Einlagerung von Calcium-Oxalat in die Membran. Vielfach sterben wohl auch die Spitzen ab, oder sie fehlen von vornherein.

Die Papillen von *M. Cooperi* wiederum sind flach, und in allen, im übrigen zarten, Membranen finden sich Körnelungen von oxalsaurem Kalk, die mit dem Alter sich verstärken[2]).

Waren bei diesen sehr stark papillösen Formen die Papillen schon aus Raummangel nur zerstreut über die Blattfläche entwickelt, so gibt es anderseits auch Formen, wie *M. Ecklonis*, mit mehr trichomatischer Ausbildung der Papillen, die dann fast alle Zellen der Epidermis gleichartig betrifft.

Ganz eigenartig und vielleicht beispiellos sind die peripheren Wasserblasen in der Subsektion der *Barbata*. Seltsamerweise sind sie fast nirgends in der Literatur beschrieben, und auch Berger, der ihre Vielgestaltigkeit flüchtig streift, muß hier in vieler Beziehung berichtigt werden.

---

[1]) Vergl. u. a. Haberlandt l. c. p. 106.

[2]) Hagen spricht fälschlicherweise von „dicken Zellhäuten" der Papillen (l. c. p. 23.).

Wesentlich ist vor allem die sehr häufige Verzweigung der Papillen. Bei den Arten der *Barbata* bilden in Wirklichkeit Papillen mit allerlei Zipfeln und Fortsätzen die Regel und nicht die Ausnahme. Das mikroskopische Bild solcher Epidermen sieht dann oft außerordentlich zierlich und fremdartig aus. So zeigen *M. intonsum*, *barbatum*, *bulbosum* zwei-, drei-, bis sechszipfelige Papillen. Dabei ist der eigentlich blasenförmige Teil derselben nach der Längsrichtung des Blattes gestreckt und mit einer oberseitigen, sattelförmigen Quereinbuchtung in der Mitte versehen. Von den Zipfeln ist vielfach nur der vordere oberste spitz ausgezogen, der hintere oberste meist bügelartig gestaltet. Immer sind die vorderen und hinteren Ausstülpungen in der Mitte oder an der Basis der Papillen stumpflich.

Die obersten können, namentlich vorn, auch dichotom, oft tief, gegabelt sein, sodaß statt eines zentralen, vorderen Zipfels schließlich zwei laterale, vordere Fortsätze entstehen.

Die Büschelhaare an der Blattspitze der *Barbata* sind ebenfalls papillöser Natur. Sie leiten sich von zweizipfeligen Papillen in der Weise ab, daß die vordere Spitze auf Kosten der hinteren sich vergrößert. Jene stellt das Borstenhaar selbst, die hintere das sogenannte „spornartige Anhängsel" Bergers[1]) dar. Wo die Borstenhaare auf Emergenzen sitzen, fehlt der hintere Spitzenfortsatz ganz, und die rundliche Basis des Haares sitzt in der Emergenz. Diese aber ist nichts anderes als die bei Berger[2]) erwähnte „knollige Verdickung" mancher Borstenhaare.

Das innere Wassergewebe wird von einem weitmaschigen, oft sehr voluminösen Zellgefüge dargestellt, das der Intercellularen so gut wie völlig entbehrt[3]). Es führt im wesentlichen Wasser mit den darin gelösten

[1]) Berger l. c. p. 86.
[2]) l. c. p. 85.
[3]) Näheres bei Dannemann l. c. p. 8.

Säuren oder Salzen und ist außerdem reich an dünnem Schleim[1]). Über die merkwürdige, periodische Zunahme der Acidität des Saftes während der Nacht hat P. Lange[2]) interessante Versuche mit *M. acinaciforme* und *M. crystallinum* angestellt. Die Acidität wurde durch Titrieren mit Kalilauge (1 gr Kalilauge auf 1 l H_2O) bestimmt mittelst Phenolphthalein als Indikator. Es ergab sich[3]) für 1 ccm frisch ausgepreßten Zellsaftes bei *M. acinaciforme* des Tags 3,0 Volumeinheiten Laugenverbrauch, nachts 4,8, bei *M. crystallinum* 1,4 bezw. 1,5.

Bezüglich des Salzgehalts der Säfte aber sei auf Hervé Mangons[4]) Studien verwiesen. Er vereinigte den Saft mehrerer Papillen von *M. crystallinum* und trocknete ihn über konzentrierter Schwefelsäure. Es ergaben sich „3,3 pour 100 de résidu solide formé de sel marin presque pur". Das Resultat seiner interessanten Versuche aber faßt er in die Worte: „Les cendres formées de sels de soude et de potasse forment près de la moitié (43 pour 100) du poids de la plante sèche. Cette composition rapelle à beaucoup d' égards celle des varechs de la mer".

Anatomischerseits wäre noch das bekannte Vorspringen des inneren Wassergewebes nach der Epidermis der Blattkanten hervorzuheben. Die Zellen dieser hyalinen Kantenstreifen sind dann kleinlumig und, zumal bei Ausbildung durchscheinender Kantensäume, relativ dickwandig. Im übrigen sind die Membranen des inneren Speichergewebes zart, dünn und durchsichtig. Auch hier finden sich in sehr vielen Fällen die schon erwähnten, eiförmigen Idioblasten eingestreut.

[1]) de Bary, Anatomie l. c. p. 123.

[2]) P. Lange, Beiträge z. Kenntn. der Acidität d. Zellsaftes. Dissert. Halle, 1886.

[3]) P. Lange l. c. p. 24.

[4]) Note de M. Hervé Mangon, Économie Rurale. — Sur la ficoide glaciale. *(M. crystallinum.)* Compt. rend. sc. Ac. Paris, XCVI, 1 (1883) p. 81 u. 83.

Endlich treten bei vielen Arten in den Wassergewebszellen des Blattinnern zahllose, glänzende Stärkekügelchen auf, die sich mit Jodjodkali durch ihre intensive Violettfärbung mikrochemisch als solche kennzeichnen. Ich habe sie in größter Zahl bei den sehr gerbstoffreichen Spezies (z. B. *M. deltoides*) beobachtet.

f. Das Sekretionssystem.

Als anatomisches Merkmal der ganzen Gattung sind die bei keiner Spezies fehlenden, oft sogar (*M. verruculatum, coccineum*) sehr zahlreichen Raphidenschläuche zu erwähnen, die dichte Bündel von oxalsauren Kalknadeln führen. Ihre zum Teil verkorkten Membranen wurden von Zacharias[1]) schon 1879 ausführlich studiert, ebenso wie die prismatische Kristallform der Nadeln, die dem quadratischen System angehören soll. Die Raphidenschläuche kommen in diffuser Verteilung in allen Teilen des Mesophylls vor, oft um das Zentralbündel herum in etwas dichterer Anordnung.

Gänzlich verkannt worden sind von allen bisherigen Forschern, mit Ausnahme von v. Höhnel, die auffallend großen Idioblasten, die bei sehr vielen Arten in das chlorophyllgrüne sowie in das hyaline Mesophyll eingestreut sind.

Hagen[2]) bezeichnet sie einfach als Schleimzellen, Dannemann[3]) faßt sie ein Jahrzehnt später noch als bloße Wasserzellen auf. Berger[4]) spricht von ihnen nur als von „durchscheinenden Punkten".

Auffällig erschien mir zunächst eine sehr lästige Schwarzfärbung der Instrumente, die um so deutlicher wurde, je mehr von jenen Idioblasten vorhanden waren. Ferner war der Geschmack derartiger Blätter zusammen-

[1]) Zacharias, Sekretbehälter mit verkorkten Membranen, l. c. p. 641/42.

[2]) C. Hagen, l. c. p. 9.

[3]) J. F. Dannemann, l, c. p. 11, 13 und anderswo.

[4]) Berger, l. c. p. 5 und anderwärts.

ziehend widerlich. Bei Einbettung der Präparate in Glyceringelatine bildeten sich dicke, schlierenartige Niederschläge von colloidaler Consistenz und graugelblicher Färbung. Farbreaktionen mit doppelt-chromsaurem Kalium gaben momentane, oft sehr intensiv sepiafarbene Bräunungen, mit Eisenchlorid tintenblaue Schwärzungen des Zellinhalts.

Demnach dürfte es sich wenigstens in der Mehrzahl der Fälle um Gerbstoffschläuche handeln. Nur selten traten die genannten Farbreaktionen in diesen Schlauchzellen nicht auf *(M. linguiforme)*.

Allerdings kommt namentlich die Eisenchloridreaktion in blauen und grünen Nüancen auch bei anderen organischen Verbindungen vor, von denen Uloth[1]) Gallussäure, Salicin, Salicyl, salicylige Säure und deren Verbindungen, Quercitrin und namentlich Glucoside aufzählt. Auch Zimmermann betont dies in seiner „Botanischen Mikrotechnik".

Die genannten Stoffe aber teilen mit dem Gerbstoff namentlich eine Reaktion nicht, die Uloth als die spezifische Gerbstoffreaktion bezeichnet, nämlich die Fällungsreaktion mit Leim. Gerade die aber trat konstant bei der Einbettung der Präparate in Glyceringelatine auf.

Auf Grund meiner sehr zahlreichen Messungen der eirunden Gerbstoffschlauchzellen ergab sich folgender Mittelwert: 480 : 330 : 330 μ.

Ihre Bestätigung aber fanden meine Untersuchungen in einer verdienstvollen Arbeit F. R. v. Höhnels[2]), in der er 1882 bereits zu demselben Resultat in bezug auf *M. glaucum* gelangt war. Diese Beobachtung v. Höhnels ist seitdem immer übersehen worden. Er sagt:[3]) „Die dreikantigen Blätter mancher Mesembrianthemum-

[1]) W. Uloth, Wachsbildung im Pflanzenreich. Flora, neue Reihe, XXV, 27, (1867) p. 417 und 418.

[2]) F. R. v. Höhnel, Anat. Unters. Sekr. Organe, Sitz. Ber. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 84 (1882) p. 592—594.

[3]) v. Höhnel, l. c. p. 593.

arten, z. B. *glaucum* usw., erscheinen mit zahlreichen, helleren, durchscheinenden, dicht stehenden Punkten bedeckt, welche anscheinend von subepidermalen Drüsen herrühren. Tatsächlich wird diese ihre Beschaffenheit durch ein bis zwei Zellschichten unter der Epidermis liegende, sehr große und auffallende Gerbstoffschläuche bedingt, die in großer Zahl sich in den Blättern finden. Bei *M. glaucum* sind sie besonders auffallend. Die größeren sind 360—400 μ lang und 240—300 μ breit, andere sind viel kleiner, doch herrschen die großen an Zahl vor. Sie sind von Gestalt oval und so zahlreich, daß sie oft nur durch eine schmale Parenchymzellschicht von einander getrennt sind. Ihre Wandung ist sehr dünn, besteht aus Zellulose und schließt eine ganz klare, konzentrierte, eisenbläuende Gerbstofflösung ein. Das umliegende Parenchym, sowie die Epidermis sind gerbstofffrei."

Alles hier Gesagte haben meine unabhängig von v. Höhnel durchgeführten Untersuchungen bestätigt. Das beispiellos zahlreiche Auftreten der einförmigen Gerbstoffschläuche in der Gattung *Mesembrianthemum* muß demnach heut als feststehende Tatsache gelten.

Nur die Angabe v. Höhnels bezüglich der Zellulosemembran der Schläuche bedurfte einer Nachprüfung, umsomehr als gegenteilige Ansichten geäußert worden waren, so besonders von Zacharias[1]). In Übereinstimmung mit den Resultaten des letztgenannten Forschers fand ich, daß die Zellwände der jugendlichen Gerbstoffschläuche zwar aus Zellulose bestehen, daß sie aber im Alter bald ganz allgemein verkorken. Auch von anderer Seite sind die Angaben von Zacharias bestätigt worden.

Im Jahre 1907 prüfte Schnee[2]) die Sekretzellwände mit Sudanglycerin, und überall trat die rote Farbreaktion

---

[1]) Zacharias, Sekretbehälter, l. c. p. 641/43.

[2]) Schnee, Üb. d. Leb. Zustd. alls. verkorkt. Zellen. Diss. Leipzig 1907.

in die Erscheinung, wo Zacharias Verkorkung angegeben hatte.

g) Das mechanische und das Leitungssystem.

Das vollkommene Fehlen von Bastfasern ist ein Charakteristikum der Gattung. Alle späteren Beobachtungen und auch meine Untersuchungen haben diese Tatsache bestätigt. Desgleichen sind die Libriformelemente in ihrem Vorkommen auf ein Minimum beschränkt, wie denn überhaupt die mechanischen Aufgaben von der Pflanze hier statt durch verholzte Elemente durch das außerordentlich turgeszente Zellgefüge des saftstrotzenden Mesophylls übernommen werden.

Was die Leitung des Wassers und der plastischen Stoffe betrifft, so erfolgt sie in den prismatischen Blättern durch ein zentrales Hauptbündel, das das Blatt der Länge nach durchzieht. Von ihm entspringen nach allen Seiten schräg spitzenwärts gerichtete Äste, wie schon de Bary[1]) sehr richtig beobachtet hat. Diese verlaufen dann weiterhin an der Grenze des Assimilationsgewebes und des inneren Wassergewebes wiederum der Länge nach, indem sie daselbst netzförmig (sehr lebhaft z. B. bei den *Barbata*) anastomosieren. So wird der Stofftransport radial und in der Längsrichtung des Blattes bewirkt. Besonders soll betont werden, daß Seitenzweige oft gleich an der Blattbasis am Hauptbündel entspringen, sodaß es mitunter den Anschein hat, als träten mehrere Blattspurstränge aus der Achse ins Blatt.

Aus dem Gesagten geht hervor, wie das Querschnittsbild solcher prismatischer Blätter beschaffen sein muß. Im Zentrum ein Hauptbündel, peripher die längsverlaufenden Verzweigungen der Nebenbündelanastomosen, die den Nebenbündelring des Blattquerschnitts bilden. Hier und da ist vom Hauptbündel nach den Nebenbündeln oder von einem der letzteren zum anderen ein Gefäß-

[1]) de Bary, Anat. p. 317/318.

bündel teilweise längs getroffen; das sind die quer oder schräg verlaufenden Seitenäste des Zentralbündels bezw. die schiefen oder queren Anastomosen des Nebenbündelnetzes. So werden etwaige Unregelmäßigkeiten, die aus dem früher gegebenen Schema noch nicht begreiflich waren, verständlich.

Bei den Blättern vom spreitenartigen Typus haben wir jenes Nebeneinander von Haupt- und Nebenbündeln mit zahlreichen, netzartigen Anastomosen, wie wir es von den Laubblättern gewohnt sind. Hier treten mitunter mehrere, (ein bis drei), Blattspurstränge aus dem mehr oder weniger gut ausgebildeten Blattstiel in die Spreite ein. Doch ist auch dann ein zentrales Hauptbündel vor allen anderen durch Größe und apikalen Verlauf gekennzeichnet.

B. Geographische Verbreitung.

1. Areal.

Das Entwickelungszentrum der Gattung *Mesembrianthemum* liegt nach Pax [1]) in den trockenen und sandigen Gebieten Südafrikas, wo sie, wie Marloth[2]) näher ausführt, die Charakterpflanzen der Karrooformation darstellen. Mehr als drei Viertel der Spezieszahl der Gattung ist der Karroo im weiteren Sinne zuzuschreiben; und diese mehrere hundert Arten übertreffen daselbst alle anderen sonst vorkommenden Sukkulenten durch ihre Häufigkeit.

Besonders südlich des Orange und westlich vom großen Fischfluß sind sie verbreitet[3]); doch reicht die Gattung mit einigen Arten nordwärts bis in das ägyptisch-arabische Wüstengebiet hinein[4]). In dieser Beziehung verdient das

[1]) Pax in Engler-Prantl, l. c. p. 45 ff.
[2]) Marloth, l. c. p. 220.
[3]) Pax, l. c. p. 45.
[4]) Volkens, l. c.

interessante *M. Forskahlei* Hochst., das auf die Gestade des roten Meeres beschränkt ist, hervorgehoben zu werden. Es bildet einen bemerkenswerten Analogiefall zu der Verbreitung der Gattung *Pelargonium*. Auch dieses Genus hat in Südafrika sein Entwickelungszentrum, *P. Endlicherianum* Fenzl[1]) aber ist auf Syrien beschränkt.

Aus dem Mittelmeergebiet zählt Gürke[2]) *M. crystallinum* L., *nodiflorum* L. und *acinaciforme* L. auf. Diese drei Arten wachsen sämtlich auch im Kaplande und sind über das Mediterrangebiet mit Einschluß der kanarischen Inseln weit verbreitet. Für *M. acinaciforme* nimmt bereits Gürke mit Recht nur ein unter dem Einfluß menschlicher Kultur entstandenes Vorkommen in den Mittelmeerländern an. Meiner Meinung nach dürfte dies auch für *M. crystallinum* und *nodiflorum* zutreffen. Als endemische Spezies der Mediterranflora werden aber ferner noch genannt *M. brachyphyllum* Welw. aus Portugal und *M. Bolleanum* Terr. f. aus Italien. Die beiden letzten Spezies sind also der Kapflora fremd. *M. brachyphyllum* ist nach Berger[3]) eine zweifelhafte Art, die auch Willkomm[4]) nicht erwähnt. *M. Bolleanum* ist mir unbekannt und wird auch von Berger nicht aufgezählt.

Ein zweites, freilich recht artenarmes Gebiet begegnet uns in Australien[5]). *M. crystallinum* L. und *pomeridianum* L. dürften nur eingeschleppt sein; dagegen besitzen *M. aequilaterale* Haw. und *M. australe* Soland. ein größeres Areal. *M. aequilaterale* ist längs der Küste von West- und Südaustralien, Tasmanien, Victoria und Queensland verbreitet und erscheint an den Küsten von Chile und Kalifornien; *M. australe* Soland. findet sich außer in Australien auch auf Neuseeland und den Cha-

[1]) Boissier, Flora orientalis I (1867) p. 899.

[2]) Plantae Europaeae II (1899) p. 177.

[3]) Berger, l. c. p. 292.

[4]) M. Willkomm, Grundzüge d. Pflanzenverbr. d. iberisch. Halbins., 1896.

[5]) Bentham-Müller, Flora australiensis III (1866) p. 324.

thaminseln. Vielleicht ist dieser große Wohnbezirk, wie schon Pax[1]) annimmt, unter dem Einfluß von Meeresströmungen erobert worden. Von *M. australe* wird neuerdings *M. clavellatum* Haw. spezifisch abgetrennt[2]).

Anhangsweise sei hier eingeschaltet, daß *M. crystallinum* als typisches Beispiel für jene meridiale und transversale Symmetrie der Verbreitung im Sinne von Simroth[3]) angeführt werden könnte. Jedoch ist zu bemerken, daß seine weite Verbreitung — Kapland, kanarische Inseln, das ganze Mediterrangebiet, Süd- und Westaustralien, Kalifornien[4]) — unter dem Einflusse menschlicher Kultur entstand.

Näheres über das Vorkommen der Arten von *Mesembrianthemum* an den verschiedenen Standorten findet sich in Marloths zitiertem Werk angegeben. So wachsen nach Marloth[5]) manche Arten im sogenannten Buschveld in den Spalten des Gesteins, *M. edule* und *acinaciforme* begnügen sich mit dem ärmsten Boden[6]) und verwandeln die betreffenden Gebiete im Frühling und Sommer durch die handtellergroßen Blüten in prächtige Blumenbeete: Sandflächen, Wegeränder, Eisenbahndämme, zu deren Befestigung sie vielfach angepflanzt werden. Auch an den Felswänden hängt *M. acinaciforme* vielfach in mächtigen Massen[7]).

Einige Arten sind nur an vereinzelten Orten und auch da nur in geringer Zahl zu finden. Andere wiederum, so *M. spinosum* und *geniculiflorum*, bedecken in Millionen von Stauden weite Gebiete[8]), sodaß im Frühling, soweit

[1]) Pax l. c. p. 45.
[2]) Berger, l. c. p. 208.
[3]) Simroth, Die Pendulationstheorie, 1908.
[4]) Pax, l. c. p. 45.
[5]) Marloth, l. c. p. 50.
[6]) l. c. p. 96/97.
[7]) l. c. p. 146.
[8]) l. c. p. 220.

das Auge reicht, nichts zu sehen ist als das Gestein und die rötlich leuchtenden Blüten.

2. Die Standortsverhältnisse.

Über die Klimaverhältnisse der ägyptisch-arabischen Wüste sind wird durch die schönen Schilderungen von Volkens gut unterrichtet. Folgende drei Faktoren mußten umgestaltend auf die Pflanzenwelt einwirken: 1. die drei Viertel Jahr währende sehr große Trockenheit, 2. die fast beispiellose Fülle intensivsten Sonnenlichts, 3. die außerordentliche Hitze des Tages, die freilich relativ sehr bedeutende Temperaturschwankungen nicht ausschließt.

Nebelbildungen treten in den Winter- und Frühlingsmonaten ziemlich oft auf. Mitunter sind sie sehr dicht, verschwinden aber meist bald vormittags. Selbst in der heißen Zeit kann die Luft des Nachts mit Wasserdampf so stark gesättigt sein, daß reichliche Taubildung erfolgt. Freilich verflüchtigt sich der Tau nach Sonnenaufgang sehr schnell. Eine abnorme Lufttrockenheit besteht also auch in der Wüste nur während der Tagesstunden[1]).

Nur während der Frühlingszeit, vom Dezember bis Anfang April, fallen ausgiebige Regenmengen in kürzeren Zwischenräumen. Die übrigen acht bis neun Monate aber ist Wassermangel das Charakteristikum des Wüstenbodens. Dabei verbreiten glühendheiße Sonnenstrahlen eine unbeschreibliche Fülle von Licht über das Gebiet. An Intensität dürfte dasselbe nur von hohen Berggipfeln übertroffen werden. In den Tropen wird dieser Grad der Lichtstärke infolge des höheren Wasserdampfgehalts der Luft nicht erreicht.

Infolge dieses immer sich gleich bleibenden Sonnenscheines steigt auch die Erwärmung des Bodens unter Umständen bis zu bedeutenden Hitzegraden an. So gibt Volkens[1]) Bodentemperaturen von 50 und 60 Grad

[1]) Volkens, l. c. p. 23.

an, die im Sommer des Mittags gemessen wurden. Dabei erwärmt sich der Boden immer um etwa 20 Grad mehr als die darüberlagernde Atmosphäre, kühlt sich aber auch dafür des Nachts infolge starker Ausstrahlung oft so erheblich ab, daß Reifbildungen in die Erscheinung treten können. Die Wirkung der Hitze aber wird noch gesteigert durch die große Windstille, die außer in der Regenzeit meist herrscht. Trockene Glutwinde, wie der Chamsin[1]), der in der Zeit von Mitte März bis Mai weht, sind von vernichtender Wirkung auf die Pflanzenwelt der vorangegangenen Frühlingszeit.

Über die ökologischen und klimatischen Verhältnisse Südafrikas wird man durch R. Marloths groß angelegtes Werk unterrichtet. Nach dem genannten Forscher[2]) ist die Trockenheit der Luft in Südafrika und Ägypten nicht wesentlich verschieden. In der Karroo beträgt die jährliche Regenmenge im Durchschnitt nur 150 mm, ja im Herzen der Gouph, des ödesten Teils der Wüste, gar bloß 81 mm[3]). Dazu kommt, daß von diesem atmosphärischen Niederschlag bis 90 Prozent innerhalb von fünf bis zehn Regentagen herniederstürzen und in den ausufernden Flußbetten alsbald dem Meere zueilen, mehr zum Schaden als zum Nutzen der Vegetation. Besonders in dem zentralen, sogenannten karroiden Hochland ist die Pflanzenwelt fernerhin noch entsetzlichen Jahren der Dürre ausgesetzt, wo „während eines ganzen Jahres die Niederschläge nur 28 mm erreichen und sich noch dazu auf zehn Tage verteilen“[4]). Das Reich der Karrooflora wird von dem des Waldgebiets mit überraschender Genauigkeit durch die Isohyeten für 250 und 500 mm getrennt. Östlich einer die Karroo durchkreuzenden Linie fallen die Regen hauptsächlich im Herbst, westlich davon vorzugs-

[1]) Volkens, l. c. p. 15/16.
[2]) Marloth, l. c. p. 38.
[3]) l. c. p. 216.
[4]) l. c. p. 281.

weise im Sommer[1]), d. h. also in unserem Frühjahr bezw. Winter.

Auch bezüglich der hohen Sommertemperatur und der sie bedingenden intensiven Sonnenstrahlung steht die Karroo der ägyptisch-arabischen Wüste nicht nach. 45 Grad Lufttemperatur in der Nähe des Bodens, auf dem die Pflanzen wachsen, sind nichts Seltenes; dieser selbst aber wird bis auf 60 Grad erhitzt, so daß man ihn in der Gouph oft kaum berühren kann[2]).

In seltener Heiterkeit wölbt sich der Himmel auch über dem Kapland; ja Kimberley mit 79 bis 82 Prozent der möglichen Sonnenscheindauer ist einer der sonnigsten Orte der Erden. Selbst Kapstadt genießt nach Marloth[3]) von möglichem Sonnenschein 64 bis 70 Prozent, also mehr als Australien (60 Prozent), ebensoviel wie Indien und Madrid (70 Prozent), bedeutend mehr als die „sonnigen Felder" Italiens (52 Prozent).

Vergegenwärtigt man sich die Extreme, unter denen die Gewächse der ägyptisch-arabischen Wüste und des Kaplandes wachsen, dann wird man den eigenartigen Bau der Arten von *Mesembrianthemum* verstehen, anderseits aber auch die leichte graduelle Verschiebbarkeit in der Ausgestaltung eines oder des anderen Gewebesystems, die dann eintritt, wenn die Pflanze unter mitteleuropäischem Klima kultiviert wird.

3. Die Anpassungen im morphologischen Bau.

Die Heimat der *Mesembrianthema* hat mit den höheren Gebirgslagen die Intensität der Belichtung gemein. Daraus erklärt sich der xerophile Bau, den die Gebirgspflanzen mit den *Mesembrianthema* teilen. An dem Sproßsystem tritt eine Differenzierung in Lang- und Kurztriebe ganz allgemein hervor, und an den Kurztrieben

[1]) Marloth, l. c. p. 30.
[2]) l. c. p. 216.
[3]) l. c. p. 35.

erscheinen die Internodien stark gestaucht. Geschieht dies schon an den Langtrieben, so verwandelt sich die buschige Strauchform in die Rosettenform. Am extremsten ausgebildet liegen diese Verhältnisse bei dem habituell so sehr merkwürdigen *M. truncatellum*.

Eine andere Gruppe von Arten ist nicht perennierend, sondern gehört zum Typus der einjährigen Pflanzen mit sehr kurzer Vegetationsdauer. Innerhalb einiger weniger Monate wachsen sie aus dem Samen heran und sterben mit der schwindenden Regenzeit wieder ab, nachdem sie in so überraschend kurzer Zeit Blüten und Samen entwickelt haben *(M. crystallinum)*.

Als Anpassung an die abnormen Lichtverhältnisse und den meist recht spärlichen Wassergehalt der Erde und der Luft sind aufzufassen 1. die Tendenz zur Vertikalstellung der Blattorgane und 2. das Streben, den Blatttypus der Nadel herauszudifferenzieren, was zum Teil mit der überall angebahnten Reduktion der Verdunstungsfläche überhaupt zusammenfällt. Starr wie die Nadeln der Coniferen ragen die Blattbüschel von *M. lepidum* u. a. an den gedrungenen Zweigen nach oben, nur die Spitze den steil einfallenden Sonnenstrahlen des Mittags direkt darbietend.

Vielfach sind diese Spitzen gerötet, was auch von manchen Forschern als ein Insolationsschutz gedeutet wird. Jedenfalls steht der Auffassung nach meinen Beobachtungen nichts entgegen, denn in den Gewächshäusern fand ich die Erscheinung wenig oder gar nicht ausgeprägt, während sie später an den ins Freie gesetzten und den Sonnenstrahlen exponierten Pflanzen mit immer zunehmender Deutlichkeit auftrat.

Bei den *Barbata* aber erreicht der Insolationsschutz der Blattspitzen wohl den Höhepunkt in der Ausbildung jener Korkkappen mit den aufsitzenden Büscheln von Emergenzen.

Auch die Tendenz zu einer schließlich vollständigen Reduktion der Spreite zugunsten der Scheidenentwick-

lung, die bei *M. truncatellum* am auffallendsten in die Erscheinung tritt, ist von diesen ökologischen Gesichtspunkten aus zu bewerten.

4. Die Anpassungen im anatomischen Blattbau.

Für Pflanzen, die unter so eigenartigen Lebensverhältnissen wachsen, muß jeder Reduktion innerhalb eines Gewebesystems eine große Bedeutung zukommen. Erst von diesem Gesichtspunkt aus vermag man die interessante Tatsache zu würdigen, daß in der Gattung die mechanischen Funktionen und zum großen Teil auch die Leitung im Blatte keinem spezifisch ausgebildeten Gewebesystem übertragen sind.

Durch die Anlage eines sehr stark turgescenten, inneren Wassergewebes wird das Blatt zwei ökologischen Bedürfnissen zugleich gerecht. Die hohe Turgescenz des mit wässerigem Saft prall gefüllten Mesophylls läßt die besondere Ausbildung mechanischer Elemente überflüssig erscheinen. Aber auch an den Leitfunktionen haben sicherlich zum großen Teil die dünnwandigen Zellen des Mesophylls ihren Anteil. So wird die Bildung von Bastfasern überflüssig, und die leitenden Elemente können auf ein Minimum beschränkt werden. Demgegenüber zeigt fast jedes andere Gewebesystem seine speziellen Anpassungsmerkmale, die oft einen nicht geringen Aufwand von Baustoffen beanspruchen.

Dies gilt u. a. auch für das Sekretionssystem. Es ist klar, daß in Gebieten, wo die Arten von *Mesembrianthemum* ein vorherrschendes Florenelement darstellen, grade sie auch gegen Tierfraß geschützt sein müssen. Zweierlei Schutzmittel dieser Art finden wir im Sekretionssystem der Gattung ausgebildet.

Die erste Kategorie umfaßt die bei vielen Species so überaus zahlreich auftretenden Gerbstoffschläuche Dannemann freilich, der sie als „Wasserzellen" auffaßt, schreibt ihnen eine andere biologische Aufgabe zu. Seiner Meinung nach sollen sie u. a. den Zweck haben,

das Blatt besser zu durchleuchten, sodaß „das Licht bis zu den inneren, chlorophyllhaltigen Zellen der gegenüberliegenden Blattseite" vordringen könne. Sicherlich ist darin aber nicht die Hauptfunktion dieser im lebenden Zustand allerdings wasserhellen Idioblasten zu suchen. Näher kommt ihr Dannemann schon, wenn er[1]) auf die zweifellose Regelmäßigkeit in der Anordnung außerhalb der Nebenbündelzone aufmerksam macht. Dies scheint ihm auf eine deutliche Beziehung zwischen den „Wasserzellen" und den „sekundären Blattbündeln" hinzuweisen. Gerade diese Beziehung ist meiner Ansicht nach in den Vordergrund zu rücken, wenn man mit Volkens[2]) den Gerbstoff zum „plastischen, wanderungsfähigen Bildungsmaterial" in der Pflanze rechnet.

Es schließt diese Auffassung die gleichzeitige Funktion der Gerbstoffschläuche als Schutzvorrichtungen gegen Tierfraß nicht aus. Einerseits ist der Geschmack gerade der gerbstoffreichsten Blätter (*M. deltoides* u. a.) widerlich zusammenziehend. Anderseits sind die fleischigen Blätter von *M. linguiforme*, die zwar nicht der Idioblasten, wohl aber des darin enthaltenen Gerbstoffes entbehren, gerade in besonders hohem Maße dem Schneckenfraß[3]) ausgesetzt. Nach Stahl sollen insbesondere Schnecken durch den Gerbstoff abgehalten werden. Auch Marloth[4]) rückt mit vollem Recht die Stahlsche Auffassung in den Vordergrund. Nach ihm nehmen die Gerbstoffe in der Flora Südafrikas als Schutzmittel gegen Tierfraß die erste Stelle ein.

Von den bei keiner Species fehlenden Raphidenschläuchen gilt biologisch etwa das gleiche. Sie enthalten in den oxalsauren Kalknadeln in einer Hinsicht ein ungiftiges Niederschlagsmittel giftiger Stoffwechselprodukte, anders angesehen wiederum ein Schutzmittel

[1]) Dannemann, l. c. p. 11.
[2]) Volkens, l. c. p. 72.
[3]) Berger, l. c. p. 244.
[4]) Marloth, l. c. p. 330.

gegen tierische Schädlinge, wiewohl auch diesmal kein absolutes.

a) Anpassungen an die starke Insolation.

Die glasperlenartig glitzernden Papillen vieler *Mesembrianthema* scheinen auf den ersten Blick dazu bestimmt, die übergroße Lichtfülle bis zu einem für die Pflanze vorteilhaften Maße der Intensität abzublenden und zu zerstreuen. Diese Auffassung steht nun aber freilich in bemerkenswertem Widerspruch zu experimentellen Ergebnissen, wie sie Baumert[1]) mitteilt. Der genannte Forscher prüfte durch die Ausschläge eines Thermoelements die Temperatur der besonnten Blätter, u. a. auch von *M. crystallinum* einmal mit, einmal ohne Papillen. Er kam zu dem überraschenden Resultat, daß die Erwärmung im ersteren Falle stärker war als in der letzterwähnten Versuchsreihe. Daraus folgt die Tatsache, daß die Papillen hier also die wärmespendenden Strahlen der Sonne nicht nur nicht zerstreuen sondern sogar konzentrieren. Ob diese merkwürdige Funktion der Papillen bei allen anderen papillösen Formen der Gattung die gleiche ist, bedarf noch der näheren Untersuchung; doch will es mir scheinen, daß sich das Ergebnis verallgemeinern lassen wird; denn auffallend ist es bei der sonst so großen Variabilität der Gattung in den histologischen Merkmalen des Hautsystems, daß auch in unserem Klima die Papillen eigentlich so gut wie gar keine Reduktion erfahren. Hätten sie als biologische Aufgabe die der Lichtzerstreuung, so müßten sie in unseren Breiten reduziert erscheinen. Das ist nicht der Fall. Solche wie Sammellinsen wirkende Organe sind in einem Klima, wo die durchschnittliche, mögliche Sonnenscheindauer nur die Hälfte der in der *Mesembri-*

[1]) K. Baumert, Exp. Unters. üb. Lichtschutzeinrichtungen a. grün. Bltt. Diss. Erlangen (1907).

*anthemum*heimat vorhandenen beträgt, erst recht er forderlich.

Es liegt in diesem Zusammenhange nahe, auf eine interessante, kürzlich erschienene Abhandlung Harold Wagers[1]) einzugehen, in der die Linsenwirkung der Papillen an *M. cordifolium* experimentell dargelegt ist. Auch im Hinblick auf Haberlandts Auffassung der Epidermis als „lichtpercipierendes Sinnesepithel" entbehren diese Betrachtungen nicht des allgemeinen Interesses. Wager gelang es, mittelst der stark bikonvexe Linsen darstellenden Papillen von *M. cordifolium* Bilder von verschiedenen Objekten (bunten Blumen usw.) zu erzielen und diese auf Lümière-Platten als farbige Photographien festzuhalten. So überraschend und interessant aber auch diese Experimente scheinen, als Stütze der Haberlandtschen Ansicht[2]) können sie nach Wager keine Verwendung finden. Sie stellen vielmehr meines Erachtens nach nichts anderes dar als einen recht augenfälligen Beweis für die tatsächliche Linsenwirkung der artig gebauter Zellen. Wager gelangen seine Experimente sowohl mit Papillen der Oberseite als auch der Unterseite des Blattes.

Für die Stellungnahme zu Haberlandts Hypothese ist diese Tatsache wesentlich. Faßt Haberlandt die oberseitige Epidermis als „ein einziges, ausgedehntes Facettenauge"[3]) auf, so müßte er dem anatomischen Sachverhalt zufolge dieselbe Auffassung auch auf die gleich gebaute und gleich funktionierende Blattunterseite übertragen. Für diese aber leuchtet die von ihm angenommene physiologische Funktion als Lichtsinnesorgan nicht ein. Nicht jede Zelle, die physikalisch als Linse wirkt, muß physiologisch zugleich Sinneszelle sein, wie Haberlandt[3]) meint. Ob ferner „die die Innen-

[1]) H. Wager, Perception of Light in Plants. Annals Bot. XXIII (1909) p. 459—489.

[2]) Haberlandt, Sinnesorg. Pfl. (1904) p. 35.

[3]) Haberlandt, l. c. p. 36.

wände der Zellen bekleidenden, lichtempfindlichen Plasmahäute in ihrer Gesamtheit physiologisch gesprochen, die Retina vorstellen", muß für jeden Einzelfall nachgewiesen werden. Wo, wie hier, dieser Nachweis nicht erbracht ist, möchte ich auf die Heranziehung der geistreichen Hypothese Haberlandts zur biologischen Erklärung der Papillen verzichten, zumal Wagers[1]) funktionelle Deutung derselben meiner Meinung nach vollkommen ausreicht. „The light rays which are brought to a focus in the tissues of the leaf may be functional, in part at any rate, in the more efficient illumination of the chlorophyll grains."

Wenn nun die bisher erwähnten Anpassungen die intensive Sonnenstrahlung mehr positiv begünstigten als abschwächten, so fehlt es bei anderen Spezies doch auch an Mitteln der letzten Art nicht.

Baumert[2]) stellt bereits eine Reihe von Lichtschutzeinrichtungen zusammen, die wir zum großen Teil auch bei *Mesembrianthemum* wiederfinden. Hierher gehören vor allem die bläulichen Wachsüberzüge, die bei sehr vielen Spezies, zumal in jugendlichen Blattstadien, auftreten.

Wie zu erwarten, verstärkt sich der Wachsbelag mit zunehmender Intensität der Beleuchtung, wie aus meinen Beobachtungen deutlich erhellt. Ganz auffallend trat es bei Stecklingen von *M. relaxatum*, die aus La Mortola bezogen waren, in die Erscheinung. Im Winter nur kaum mit einem verschwindenden Hauch, meist nur an jungen Blättern überhaupt wahrzunehmen, bedeckt, zeigten die Blätter unter den Strahlen der Junisonne dichten, graublauen Reif von Wachskörnchen. Biologisch ist diese Wachsschicht als ein lichtdämpfendes Medium aufzufassen.

Dasselbe gilt von der in umgekehrter Proportionalität damit oft verbundenen Membraninkrustierung durch

[1]) Wager, l. c. p. 460.

[2]) Baumert, l. c. p. 3.

Calciumoxalat. Wie durch eine Mattscheibe fällt ein mildes Licht in die Assimilationszone der betreffenden Blätter. Auch an den Papillen tritt diese Membraninkrustierung bei einigen Formen (*M. echinatum* u. a.) auf, ist jedoch im Falle schwächerer Ausbildung nur von untergeordneter Bedeutung. Daß bei stark inkrustierten Membranen die Spaltöffnungsnebenzellen vielfach eine schwächere Körnelung als die umgebenden Epidermiszellen aufweisen (*M. rhomboideum* u. a.), mag seinen Grund in der so am besten begünstigten, assimilatorischen Funktion der Schließzellen haben.

Auch die Quantität des Calciumoxalats ist eine biologische Variable. Ich fand die Membranen der Epidermiszellen bei *M. spinosum* und *pulchellum* an Material aus La Mortola sehr dicht von Kalksalz imprägniert, sodaß die Blätter ein kreidegraues Aussehen hatten. An hiesigem Gewächshausmaterial trat diese Inkrustierung stark zurück, und dafür trat bei erstgenannter Art die andere Komponente, der Wachsbelag, deutlicher hervor.

Noch ein Moment kommt als Insolationsschutz in Frage; es ist der hier und da (*M. crystallinum* u. a) in der Epidermis auftretende Anthocyangehalt, zum Teil der Papillen selbst. Das allgemeine Ergebnis des Vergleichs von Gewächshauspflanzen mit späteren Freilandkulturen war auch hier eine Zunahme des roten Farbstoffes bei den letzteren.

Über den Wert des Anthocyans bezüglich der Ökologie der Pflanze finden sich zwei Ansichten. Die einen Forscher betrachten ihn als Schutzmittel gegen die schädigende Wirkung allzu intensiven Lichts (Ewart, Hassak, Keeble, Kerner, Pick u. a.), die anderen (Stahl, Kny usw.) deuten ihn als ein strahlenabsorbierendes Mittel, das im Gegenteil die betreffenden Pflanzenorgane unter den geröteten Epidermalelementen noch stärker erwärmen lassen soll. Welcher von beiden Ansichten im Einzelfalle man sich anzuschließen hat, kann nur der experimentelle Versuch entscheiden. Gerade

bei *Mesembrianthemum* ist er mehr denn anderswo zu solchen physiologischen Problemen heranzuziehen, da ja Baumerts Experimente bezüglich der Papillen so eigenartige Resultate ergeben haben.

Ganz entschieden in Zusammenhang zu bringen mit den Bedürfnissen des Insolationsschutzes ist das ausschließliche Auftreten isolateralen Baues im Assimilationssystem. Schon Volkens[1]) konstatiert denselben „fast ausnahmslos" bei den Pflanzen der ägyptisch-arabischen Wüste und begründet diese Tatsache ökologisch damit, daß gerade diese Ausbildung allseitigen Pallisadenparenchyms und die damit häufig verbundene Vertikalstellung der Blattorgane ein Mittel ist, „die Energie des Sonnenlichts in bestmöglichster Weise auszunützen." Die *Mesembrianthema* weisen schon in den Cotyledonen diesen Blattbau auf. Vielfach stehen die Pallisadenzellen, im Blattlängsschnitt betrachtet, in schiefer Orientierung gegen die Oberfläche der mehr oder minder vertikal gestellten Blätter *(M. barbatum)*. Als Insolationsschutz faßt Marloth[2]) auch das Zurücktreten des Chlorophylls unter der Kreiselfläche des *M. truncatellum* auf. In einer interessanten, erst im vergangenen Jahre erschienenen Abhandlung stellt er den Typus der „Fensterblätter" auf.

b) Anpassungen, die als Transpirationsschutz zu deuten sind.

Bei der wenigstens tagsüber abnormen Trockenheit der Luft darf es nicht an Schutzvorrichtungen mangeln, die auf eine möglichste Einschränkung der Transpirationsgröße hinzielen. Unter diesem Gesichtspunkt wird die ganz allgemeine Reduktion der Interzellularen verständlich. Sie wird schon durch den völligen Mangel von Schwammgewebe bedingt. Ein fernerer Schutz liegt in dem Bau der Spaltöffnungsapparate bei den papillösen Arten. Sie sind an und für sich nicht eingesenkt,

[1]) Volkens, l. c. p. 68.

[2]) Marloth, Die Schutzm. d. Pfl., l. c. p. 366. und 371.

aber indem die stark entwickelten Papillen sich um Gruppen von Spaltöffnungen emporwölben und zusammenneigen, entstehen äußere Atemhöhlen, die je einer Gruppe von Stomata gemeinsam sind. Sie bilden ebenso einen wasserdampfgesättigten, windstillen Raum, als wenn jede einzelne Spaltöffnung selbst eingesenkt wäre.

Interessant sind auch hier die graduellen Verschiedenheiten bei veränderten, ökologischen Bedingungen. Bald fiel mir auf, wie wenig das mikroskopische Bild der Epidermis von *M. crystallinum* übereinstimmen wollte mit der Abbildung bei Volkens. Hier ein direktes, seitliches Aneinanderstoßen der blasenartigen Papillen, an meinem Material die Papillen an erwachsenen, im Freiland kultivierten Blättern um ihren eigenen Durchmesser etwa von einander entfernt. Der Umstand, daß junge Blätter das Verhalten, wie Volkens es abbildet, zeigen, und die fernere Tatsache, daß die Papillen älterer Blätter, in feuchter Gewächshausluft kultiviert, am meisten voneinander entfernt waren, gibt einen Fingerzeig für die richtige Erklärung. Die vollkommene Ausbildung der accessorischen Atemhöhlen würde bei feuchterer Atmosphäre zu Hemmungen im Gasaustausch führen, darum rücken die Blasen unter solchen Bedingungen auseinander. Nur junge Organe, die in erhöhtem Maße des Transspirationsschutzes hier wie dort bedürfen, zeigen die in der Heimat normale Ausbildung.

Bei einer sehr großen Zahl nicht papillöser *Mesembrianthema* finden wir die Halbversenkung der Schließzellen als für den Transpirationsschutz ausreichend; andere Arten wiederum zeigen auch die ganz tiefe Einsenkung der Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis *(M. Lehmannii)*.

c) Anpassungen an die Trockenheit des Bodens.

Wenn, wie Marloth[1]) treffend sagt, die Sukkulenten als der „Ausdruck der Unregelmäßigkeit der Nieder-

[1]) Marloth, l. c. p. 309.

schläge“ aufzufassen sind und über diesen klimatischen Faktor im Areal der Gattung kein Zweifel bestehen kann, so wird man die Ausbildung des inneren, häufig des inneren und äußeren Wassergewebes zumal, richtig würdigen. Dieses Gewebe muß erstlich einmal genügende Wassermengen aufzunehmen imstande sein, dann darf aber das gespeicherte Wasser auch nur unter bestimmten Bedingungen von ihm abgegeben werden. Beides wird durch die Größe und Menge der wasserführenden Zellen sowie durch den Schleim- und Salzgehalt ihres Inhalts erreicht.

In wie vollkommener Weise aber diese Einrichtungen z. B. bei *M. crystallinum* funktionieren, geht aus den Mitteilungen von Volkens[1]) hervor. Eine aus dem Boden gerissene Pflanze, die nur die Papillen als Wasserspeicher besitzt, eines inneren Speichergewebes aber entbehrt, hält sich ohne Zufuhr von Wasser von außen wochenlang, ja sie entwickelt sogar Blüten. Auch Marloth berichtet von ähnlichen, überraschenden Versuchsergebnissen. Er wog ein kleines Pflänzchen von *M. Bolusii* von 42,9 gr Gewicht nach zwei Monaten. Es ergab noch 7 gr bei nur 2,8 gr Trockensubstanz. Ebenso soll ein Exemplar von *M. nobile*, das im Anfangsstadium 83 gr wog, in derselben Zeit bloß 14 gr Wasser verloren und 28 gr Trockengewicht ergeben haben.

Wie groß die Bedeutung des Wasserspeichers für *Mesembrianthemum* ist, geht aus Volkens[2]) Schilderung der Entwickelung von *M. crystallinum* hervor.

Die Pflanze keimt im Frühjahr, entnimmt mit ihren kurzen Würzelchen dem zur Zeit genügend feuchten Boden das erforderliche Wasser und speichert es in den Papillen, die prall angefüllt sind, auf. Im April blüht es, um bald darauf zu verwelken. Erst geben die Papillen der untersten Blätter ihr Wasser ab und fallen zusammen;

[1]) Volkens, l. c. p. 53.
[2]) l. c. p. 122/123.

das geht in akropetaler Folge weiter, bis schließlich im Juli nichts mehr übrig bleibt, als die reifenden Früchte, die zu ihrer Entwicklung nach und nach die Wasserspeicher entleert und aufgebraucht haben. So erscheint die Pflanze unabhängig vom Boden, der längst schon nicht mehr genügend Wasser hätte abgeben können.

Betont sei, daß ich bei keiner der untersuchten Spezies ein typisches Hypoderm fand. Wenn trotzdem in der älteren Literatur[1]) von solchem die Rede ist, so beruht das entweder auf einem Irrtum oder einer ungenauen Fassung des Begriffs. Typisches Hypoderm, das sich durch Tangentialteilung aus dem Dermatogen herleitet, hat auch Volkens bei keiner der von ihm untersuchten Wüstenpflanzen gefunden[2]). Wohl aber konnte ich bei einigen Arten eine hypodermoidale Ausbildung der obersten Pallisadenzellage feststellen, indem der Chlorophyllgehalt merklich sich auf die innersten Teile der Zellen beschränkte.

Hypodermoidale Ausbildung von sonst in anderen Fällen assimilierenden Schichten findet sich vielfach in den Geweben der Blattkanten, wo dann dadurch meist eine direkte Kommunikation der Epidermis mit dem inneren Speichergewebe bewirkt wird. Ich fasse solche Fälle ökologisch einfach[3]) als eine Vergrößerung des Wassergewebes auf Kosten des Assimilationssystems auf, wie sie ja im Extrem der Ausbildung bei *M. truncatellum* zu finden ist.

Die im hohen Maße xerophile Struktur einzelner Arten ermöglicht ihnen auch den Eintritt in die Halophytenflora des Meeresstrandes, die ja durchweg durch ihren xerophilen Bau ausgezeichnet ist.

[1]) Vergl. aber auch Marloth, Die Schutzmittel usw., l. c. p. 362.

[2]) Volkens, l. c. p. 52.

[3]) Im Gegensatz z. B. zu D. Lanza, La struttura delle foglie nelle Aloinee e di suo rapporti con la sistematica. Malpighia. IV (1890) p. 145—147.

Zum Schluß sei noch auf die eigentümliche Art hingewiesen, in welcher Dannemann[1]) die Funktion seiner „Wasserzellen" darstellt. Von der richtigen Beobachtung ausgehend, daß diese Gerbstoffschläuche an welkenden Blättern als „knötchenförmige Erhebungen" aus der Blattfläche hervortreten, erblickt er darin „einen Beweis, daß sie weniger schnell ihren Turgor verlieren und daher im Stande sind, den Wasserverlust der assimilierenden Zellen teilweise auszugleichen". Eine solche Erklärung ist unverständlich. „Wasserzellen," die beim Verwelken der Blätter ihren Inhalt an die Orte des Verbrauchs nicht abgeben, würden ihre Funktion schlecht erfüllen. Dannemann hat eben verkannt, daß jene langgestreckten Zellen Gerbstoffschläuche sind, deren Membranen verkorkt sind.

d) Die Variabilität der ökologischen Anpassung.

In der Flora des Kaplandes kommen Arten von *Mesembrianthemum* auch in dem regenreicheren Gebiet des südwestlichen Kaplandes vor, und auch unter unserem Klima vermögen einzelne Arten im Freien zu gedeihen. Hand in Hand damit geht die Tatsache, daß an solchen Individuen ein veränderter, anatomischer Bau beobachtet werden kann.

Unter derartigen Verhältnissen entwickelte Pflanzen wachsen weniger gedrungen, strecken die Internodien und die Blätter, zumal die interpapillären Epidermisteile derselben. Die Inkrustierungen mit oxalsauren Kalk werden schwächer, die Organe so frischer grün und leichter imstande, etwa stagnierendes Wasser durch erhöhte Transpiration zu verdunsten.

Historisch interessant ist eine Ansicht C. Hagens[2]), die, wenn auch unklar, die Variabilität des Hautgewebes gleichsam vorausahnt. Bezüglich der papillösen und

[1]) Dannemann, l. c. p. 10.
[2]) Hagen, l. c. p. 24.

nicht papillösen Arten bemerkt er: „Es wäre übrigens interessant zu sehen, ob nicht diejenigen Spezies, die bei uns ohne Haare sind, mit solchen in ihrer Heimat ausgerüstet wären, und ob nicht diejenigen, welche bei uns Haare tragen, dieselben in ihrem heißen Klima in größerer Menge und stärker ausgebildet zeigten.“ Hagen trifft mit letzterer Vermutung einen richtigen Sachverhalt wie später noch gezeigt werden soll. Soviel aber geht aus meinen Untersuchungen mit Sicherheit hervor, daß Papillen- oder Haarentwickelung wie die erwähnten Wachs- bezw. Kalkoxalatkrusten nur graduell variable Größen sind, daß aber nicht papillöse Formen auch unter veränderten, klimatischen Verhältnissen niemals weder Papillen noch Haare entwickeln.

Auch nach Marloth[1]) geben kultivierte Pflanzen überhaupt nicht die richtige Vorstellung von ihrem Aussehen in der Heimat, gleichen vielmehr „den ursprünglichen Pflanzen weniger als ein im Garten gezogenes Edelweiß seinem Bruder vom Berner Oberland.“ Schon das Klima von Kapstadt[2]) mit seiner größeren Luftfeuchtigkeit und seiner relativen Lichtarmut während des Winters soll den Habitus der betreffenden *Mesembrianthema* merklich verändern. Als auf interessante Beweise hierfür macht der Forscher auf die Abbildungen aufmerksam, die in dem Salm - Dyckschen Prachtwerke[3]) von *M. deltoides* und *dolabriforme* in hellgrünem Farbenton wiedergegeben sind. In Wirklichkeit soll in der Heimat jene Spezies leuchtend weiß sein, diese rostfarben. Meine Beobachtungen bestätigten diese Differenz und führten sie auf ihren Causalzusammenhang zurück.

So nahe es liegt, Vorrichtungen zur Ausnützung des Taufalles für *Mesembrianthemum* anzunehmen, so

---

[1]) Marloth, l. c. p. 338.

[2]) Marloth, Die Schutzmittel der Pflanzen, l. c. p. 363.

[3]) Salm Reifferscheid Dyck, Monogr. Gen. Aloes et Mesembr. Bonn 1836—1863.

konnten doch die hierauf bezüglichen Angaben von Marloth meiner Meinung nach mit dem anatomischen Bau des Blattes nicht in Einklang gebracht werden.

C. Die Blattanatomie in Beziehung zur Systematik.

1. Merkmale von systematischem Wert.

Das Auftreten oder Fehlen von papillösen Elementen überhaupt ist zweifellos ein systematisches Merkmal. Wo Papillen erst einmal der Spezies eigentümlich sind, treten sie unter allen ökologischen Bedingungen auf. Eine Änderung dieser Verhältnisse vermag nur quantitative Verschiedenheiten hervorzubringen (Entfernung der Papillen voneinander, Größe der Trichomfortsätze, Stärke der Inkrustierung usw.). Auch das Auftreten der Haarzipfel an sich ist zahlenmäßig und formell systematisch fixiert und dient z. B. in der Subsektion der *Barbata* als recht gutes, bisher freilich immer übersehenes Unterscheidungsmerkmal.

Ferner ist gerade bezüglich dieser Formengruppe das Auftreten der Endbüschel von Papillenborsten an den Blättern von systematischer Bedeutung, und die wichtige Unterscheidung der Spezies mit von solchen ohne Emergenzbecher kann auch für die Bestimmungstabellen mit Erfolg verwendet werden. Dagegen scheint mir im Gegensatz zu Berger die Farbe der Borsten systematisch nicht fixiert zu sein, auch nicht die Zahl derselben.

Das vollständige Fehlen des Schwammparenchyms ist als systematisches Merkmal der ganzen Gattung anzusehen. Feinere Unterscheidungen aber lassen sich auf das Assimilationssystem hin nicht treffen.

Was den reifartigen Wachsbelag vieler Spezies betrifft, so ist sein vollkommenes Fehlen sicher als systematisches Merkmal dieser Arten aufzufassen. Im übrigen

unterliegt er quantitativ je nach den ökologischen Umständen den mannigfachsten Schwankungen. Demnach ist nur die Tatsache eines Wachsbelags, ungeachtet der Mengenverhältnisse, systematisch zu bewerten. Höchstens kann noch das andere Extrem, bei dem Wachskörnchen in großen Massen den Blättern aufgelagert sind, für Bestimmungstabellen praktisch verwandt werden.

Oxalsaurer Kalk als Membraninkrustierung tritt uns, sei es auch nur in recht geringen Mengen, wohl bei allen Arten in der Außenmembran der Epidermiszellen entgegen. Ich möchte auch hierin ein systematisches Gattungsmerkmal erblicken.

Bezüglich der Frage nach den Nebenzellen läßt sich trotz mancher Ausnahmen im einzelnen doch eine systematische Zweiteilung der Sippen treffen. In der überwiegenden Mehrzahl sind Nebenzellen bei den der Papillen entbehrenden Formen in der Zweizahl vorhanden. Gleichzeitig erscheint diese Speziesgruppe durch das polygonale Zellnetz der Epidermis im Flächenschnitt von den mit + unregelmäßig begrenzten Epidermiszellen versehenen, papillösen Arten verschieden.

Für eine große Anzahl von Arten ist die flache Insertion der Schließzellen ein systematisches Kennzeichen. Dasselbe gilt für eine andere Gruppe von der Halbversenkung bezw. der Tiefeinsenkung der Spaltöffnungsapparate.

Das Verhalten des Wasserspeichergewebes kann gleichfalls für systematische Zwecke herangezogen werden. Ein Merkmal, das sich durch alle Spezies der Gattung verfolgen läßt, ist das Auftreten von Wassergewebe in der Blattachsel. Auch das absolute Fehlen eines inneren Wasserspeichers ist als systematisches Charakteristikum gewisser Arten aufzufassen.

Ein viertes, anatomisches Gattungsmerkmal stellen die nirgends fehlenden Raphidenzellen dar. Im einzelnen also gestattet dieses Gewebselement keine weiteren Unterscheidungen.

Dagegen ist für die Systematik der Gattung von fundamentaler Wichtigkeit das Fehlen oder Vorhandensein jener schlauchförmigen Idioblasten im Mesophyll, die in einer großen Formengruppe durch den Gerbstoffgehalt gekennzeichnet sind, in einigen Fällen aber auch ohne diesen Inhaltsbestandteil auftreten. Größe und Zahl der Idioblasten haben dagegen wiederum gar keine systematische Bedeutung zu beanspruchen.

Ein fünftes, schon vielleicht am frühesten bekanntes Kennzeichen der Gattung ist der absolute Mangel an Bastfasern.

Für die Sippen vom prismatischen Blattypus und deren Abkömmlinge ist die Anordnung der Gefäßbündel in ein zentrales Hauptbündel und einen dieses umgebenden Nebenbündelring charakteristisch. Der Blattquerschnitt aber ist je nach der Höhe, in der er geführt wird, im allgemeinen zu sehr verschieden, um größere praktische Bedeutung erlangen zu können.

Alles in allem genommen, gilt für die Verwertung der blattanatomischen Untersuchungsresultate zur systematischen Einteilung der Gattung und Bestimmung der Spezies der schon oft bei ähnlicher Gelegenheit gefundene Sachverhalt. Die anatomische Methode ist gerade für die Gattung *Mesembrianthemum* als Ergänzung der morphologischen von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Sie darf nur nicht einseitig überschätzt werden. Bisher scheint mir aber die Blattanatomie entschieden zu wenig zur Systematik herangezogen worden zu sein.

2. Die systematische Stellung einzelner Arten.

Auf Grund der dargelegten Verhältnisse müssen gewisse systematische Bedenken bezüglich der natürlichen Anreihung einzelner Spezies in dem bisher eingeführten System geäußert werden.

In der Aufzählung der Sektionen, wie sie Pax[1]), dem Sonderschen System folgend, gibt, sind die verschiedenen

[1]) F. Pax in Nat. Pflanzenfam., l. c. p. 46—49.

Gruppen in sehr übersichtlicher Weise in zwei Reihen geschieden. Die erste ist die der *Epapulosa*, deren Blätter der Papillen entbehren. Sie umfaßt von Sektionen 1. die *Subacaulia* Haw., 2. die *Triquetra* Haw., 3. die *Perfoliata* Haw. und 4. die *Teretiuscula* Haw. Dazu kämen noch 5. die *Dolabrata* Berger und 6. die *Cephalophylla* Berger. Die zweite Sektionsreihe ist die der *Papulosa*, deren Blätter mit Papillen besetzt sind. Hierher werden gerechnet 1. die *Papillosa* DC., 2. die *Planifolia* Haw.

1. Zu den *Papulosa* möchte ich zunächst *M. noctiflorum* gestellt wissen, das seit Sonder[1]) unter den *Epapulosa* aufgeführt wird. Erstlich einmal treten tatsächlich Papillen bei dieser Spezies auf, dann aber ist auch die Epidermis auffallend zart, höchstens zum Teil mit einer feinen Wachskörnchenschicht bedeckt. Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und entbehren der Regel nach des Nebenzellenpaars. Ferner ist ein typisches Wassergewebe im Innern nicht vorhanden; auch fehlen im Mesophyll die Idioblasten. Alle diese Eigenschaften kehren bei den *Papulosa* meist wieder, während sie bei den *Epapulosa* so gut wie ganz fehlen. Weiterhin sind innerhalb der *Papulosa* die Sektionen nach der Blattgestalt unterschieden. Diese ist bei den *Papillosa* im Querschnitt rund bis halbrund oder zusammengedrückt dreischneidig, bei den *Planifolia* flach. Da nun auch für die *Teretiuscula* ein runder oder halbrunder Blattquerschnitt charakteristisch ist, was nach meinen Beobachtungen auch für *M. noctiflorum* zutrifft, so trage ich kein Bedenken, diese Art den *Papillosa* innerhalb der Reihe der *Papulosa* zuzurechnen.

2. Auch muß *M. splendens* aus der Sektion der *Teretiuscula* ausgeschieden werden. Die Art hat zwar keine ausgesprochenen Papillen wie *M. noctiflorum*, zeigt aber zweifellos eine deutliche Tendenz zur Papillenbildung. Auch ist die übrige Epidermis zart, die Schließzellen sind nicht eingesenkt und haben keine Nebenzellen. Ein

[1]) Sonder, l. c. p. 388, 431.

typisches Wassergewebe im Innern fehlt. Dafür zeigen die radial gestreckten Mesophyllzellen des Innern eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Bau von *M. geniculiflorum*, das auch nach Pax[1]) zu den *Papulosa*, speziell zu der Sektion der *Papillosa* gehört. Vor allem aber fällt *M. splendens* durch den absoluten Mangel an Gerbstoffschläuchen, sowie überhaupt irgend welcher Idioblasten im Mesophyll, vollständig aus der durch dieses Merkmal sonst im hohen Maße charakterisierten Sektion der *Teretiuscula* heraus. Umsomehr ähnelt die Art auch in diesen Merkmalen den *Papillosa*. Sie hat offenbar hier ihren natürlichen Platz und schließt sich viel zwangloser an die übrigen Spezies an als dies in der Sektion der *Teretiuscula* der Fall ist.

3. Echte Haarbildungen treten nur bei wenigen *Mesembrianthemum*arten auf. Sie finden sich bei den zu den *Papillosa* gerechneten Spezies *M. subincanum*, *testaceum* und *M. Ecklonis*. Um so merkwürdiger erscheint es, daß *M. pulchellum* von Pax[2]) zu den *Perfoliata*, von Berger[3]) zu den *Triquetra* gestellt wird, die sonst eines solchen Merkmals völlig entbehren. Tatsächlich zeigt *M. pulchellum* vor allem im Hauptsystem eine sehr große Ähnlichkeit zu den genannten drei Arten. Dasselbe gilt für das bisher noch nicht beschriebene *M. Maximilianum*. Ich möchte daher beide Arten zu *M. subincanum*, *Ecklonis* und *testaceum* als in ihre natürliche Verwandtschaft stellen; und zwar möchte ich diese fünf in ihrem Hautsystem durch die Haarentwicklung ausgezeichneten Spezies zu einer besonderen Sektion, den *Trichophora*, zusammenfassen. Gerechtfertigt erscheint dies durch die fernere Tatsache, daß *M. subincanum* und *Ecklonis* eine deutliche Tendenz zur Bildung von Idioblasten in dem zum Teil sehr großzelligen Mesophyll aufweisen. Bei *M. Maximilianum* und *pulchellum* sind diese Idioblasten dann typisch entwickelt,

---

[1]) Pax in Nat. Pflanzenfam., l. c. p. 50.
[2]) Pax in Nat. Pflanzenfam. l. c. p. 47.
[3]) Berger, l. c. p. 15, 167.

und zwar dienen sie daselbst als Niederschlagsstätten von Gerbstoffen, die bei *M. subincanum* und *Ecklonis* noch nicht in die Erscheinung treten. Berger[1]) führt unter den *Microphylla*, zu denen er *M. pulchellum* zählt, noch andere Arten mit „bewimperter" Blättern auf. Inwieweit diese aber zu den *Trichophora* gehören, müssen erst künftige, blattanatomische Untersuchungen lehren. Ich möchte die neu begründete Sektion an die Reihe der *Papulosa* anschließen. Sie stellt in mancher Beziehung eine Art Übergangsglied zu den *Epapulosa* dar.

4. Soweit meine Untersuchungen reichen, fällt außer den bereits herausgehobenen *M. splendens* und *noctiflorum* nur noch eine Art aus der sonst auch blattanatomisch recht einheitlich charakterisierten Sektion der *Teretiuscula* heraus. Es ist *M. Lehmannii*. Diese Art scheint ganz gewiß phylogenetische Beziehungen zu dem sonst so isoliert stehenden *M. truncatellum* zu haben. Die Gründe dafür sind folgende. Schon früher wurde auf die große Ähnlichkeit im anatomischen Bau des Hautsystems beider Arten hingewiesen. Wir finden hier wie dort jene stark inkrustierten Epidermiszellen, von denen jede mit einem Ringwall versehen ist, sodaß die beschriebene, eigentümliche Kreisringstruktur im Flächenschnitt sich ergibt. Bei beiden treten ferner im Flächenschnitt zipfelig ausgezogene Zellücken statt der tief eingesenkten Spaltöffnungen in die Erscheinung. Wenn man aber jugendliche Blattpaare von *M. Lehmannii* rein morphologisch betrachtet, so erinnern dieselben lebhaft an die „Corpuskeln" von *M. truncatellum*. Es fehlt nur die vollkommene Scheidenentwickelung bei *M. Lehmannii*, verbunden mit der vollkommenen Stauchung der Internodien, wie beides uns bei jenen seltsamen Blattpaarkreiseln begegnet. Wenn nun aber bei *M. truncatellum* im Falle der Verzweigung — nach dem Abblühen— die Erstlingsblattpaare der Zweige, wie beschrieben,

[1]) Berger, l. c. p. 167 ff.

das normale Maß der Vollkommenheit bezüglich der Scheidenverwachsung noch nicht erreichen, so gleichen sie umso mehr den jugendlichen Blattpaaren bei *M. Lehmannii*. Es spiegelt sich also in diesen ersten Blattpaaren bei der ontogenetischen Zweigentwicklung des *M. truncatellum* gleichsam ein phylogenetisch älteres Entwicklungsstadium, das sich in erfreulicher Weise an *M. Lehmannii* angliedern läßt. In beiden Fällen ist eine Kreiselfläche noch nicht vorhanden. Die Epidermen der beiden Blattoberseiten sind frei, um erst weiter unten scheidenförmig zu verwachsen. Bei *M. Lehmannii* bleibt dieser Zustand auch in der ontogenetischen Weiterentwicklung stets erhalten. Bei *M. truncatellum* indessen macht er in den folgenden Blattpaaren bald wieder dem phylogenetisch jungen „Corpuskel"stadium Platz.

5. Aus dem Zusammenhange der sonst recht einheitlich gebauten *Triquetra* entfernen sich außer dem bereits besprochenen *M. pulchellum* noch *M. inclaudens* und *crassifolium*. Sie führen in den vorhandenen Idioblasten keine Gerbstoffe, wie das im übrigen in der Sektion der Fall ist. Auch weichen sie durch die glatte, der Inkrustierungen entbehrende Epidermis ab. Solange aber eine umfassende Neugestaltung der Sektionsgrenzen sich mangels dazu ausreichenden, blattanatomischen Beobachtungsmaterials noch nicht bewerkstelligen läßt, ist es schwer, diese beiden Arten in eine andere der heut bestehenden Sektionen einzugliedern. Doch will ich darauf hinweisen, daß beide Arten in der Histologie der Blätter sehr an *M. linguiforme* erinnern, von dem sie sich morphologisch freilich sehr stark unterscheiden. Immerhin scheinen sie, wenn vielleicht auch recht entfernt, mit dieser Spezies verwandt zu sein, näher jedenfalls als mit den Spezies der *Triquetra*. Im übrigen hat aber auch *M. linguiforme* selbst mit den *Subacaulia*, zu denen es gerechnet wird, recht wenig gemein.

6. Sieht man von den unter 1 bis 5 näher besprochenen Arten ab, so lassen sich die übrigen Spezies, soweit sie

daraufhin untersucht werden konnten, ohne Zwang dem jetzt allgemein angenommenen System anreihen. Gleichzeitig tritt der Gegensatz zwischen *Papulosa* und *Epapulosa* auch in schärferer anatomischer Umgrenzung uns entgegen.

A. Papillen vorhanden, Idioblasten im Mesophyll fehlend, Spaltöffnungen nicht eingesenkt, ohne Nebenzellen, Epidermis zart, Zellumriß unregelmäßig.

Reihe der *Papulosa.*

a) Blätter flach, inneres Wassergewebe durchweg fehlend.

I. Planifolia Haw.

b) Blätter im Querschnitt rund bis halbrund oder zusammengedrückt dreieckig; inneres Wassergewebe allermeist vorhanden.

II. Papillosa DC.

B. Papillen fehlen; Idioblasten im Mesophyll vorhanden, als Gerbstoffschläuche ausgebildet, Stomata so gut wie ausnahmslos halb oder tief eingesenkt, mit einem Nebenzellenpaar; Epidermis mitunter sehr stark körnelig, Zellumriß polygonal.

Reihe der *Epapulosa.*

a) Alle Internodien $\pm$ gestaucht.

α) Blätter grundständige Rosetten bildend.

III. Subacaulia Haw.

β) Blätter keine grundständigen Rosetten bildend.

IV. Dolabrata Berger.

b) Nur die Kurztriebinternodien gestaucht.

α) Blätter + dreischneidig.

I. Blätter am Grunde + miteinander vereint, aber ohne typische Vagina.

1. Blätter spiralig gestellt, als Endschopf die Stämmchen abschließend.

V. Cephalophylla Berger.

2. Blätter in opponierten Quirlen, keinen Endschopf bildend.

VI. Triquetra Haw.

II. Typische Scheidenentwickelung + ausgeprägt.

VII. Perfoliata Haw.

β) Blätter im Querschnitt meist rund oder halbrund.

VIII. Teretiuscula Haw.

7. Wenn nun in diesem dichotomischen Schlüssel die Blattanatomie zur feineren Unterscheidung der Sektionen nur wenig Verwendung findet, so begründen anatomische Merkmale umsomehr den Unterschied der beiden Sektionsreihen. Es muß offenbar erst einmal auf Grund weitgehender, histologischer Studien eine teilweise Umgestaltung der Auffassung der bisherigen Sektionsgrenzen stattfinden; dann wird die anatomische Betrachtungsweise auch diesbezüglich noch mehr in den Vordergrund treten können. Eine wie umfassende, praktische Handhabe aber schon heute die Kenntnis der Blattanatomie uns zur Bestimmung der Arten zu bieten vermag, soll aus der folgenden Tabelle sich ergeben. Gleichzeitig freilich wird klar werden, daß auf histologische Merkmale allein hin vor allem Unterscheidungen innerhalb sehr einförmiger und oft umso reichhaltigerer Formengruppen nicht oder doch nur schwer möglich sind.

3. Phylogenetische Betrachtungen.

Der Ausgangsform am nächsten zu stehen scheinen die Spezies der *Papulosa* mit erst der Tendenz nach angedeuteten Papillen, so von den *Planifolia* z. B. *M. glabrum*, von den *Papillosa* z. B. *M. noctiflorum*. Von hier aus differenzierten sich einerseits Formen mit immer vollkommenerer Papillenbildung heraus, die bei den *Planifolia* wohl in *M. crystallinum*, bei den *Papillosa*

aber zweifellos in der Subsektion *Barbata* den Höhepunkt ihrer Entwickelung erreichen. Bezüglich der letztgenannten Arten kann es weiterhin keinem Zweifel unterliegen, daß die Spezies mit Emergenzentwicklung phylogenetisch jünger sind als die ohne dieses anatomische Merkmal. Sie stellen also einen der vorläufigen Endpunkte dieses stammesgeschichtlichen Zweiges dar. Frühzeitig muß derselbe dann noch Formen herausdifferenziert haben, an die sich die von mir als *Trichophora* zusammengefaßten Spezies angliedern. Sie stellen in ihrer ausgesprochenen Haarbildung entschieden ebenfalls einen Entwicklungshöhepunkt dar.

Arten wie *M. crassifolium* scheinen an alte Formen zu erinnern, die sich in einem zweiten Hauptzweig, dem der *Epapulosa*, zu erstaunlicher Mannigfaltigkeit weiter entwickelt haben. Die bei *M. crassifolium* noch nicht Gerbstoff führenden Mesophyllidioblasten bewahrten später nur bei relativ wenigen Arten diese ihre ursprüngliche Natur. Bei den meisten wurden diese großen Schlauchzellen als Niederschlagsstätten für die Gerbstoffe nutzbar gemacht. So entstanden die Sektionen der *Teretiuscula*, der *Triquetra*, wo das prismatische Blatt den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht, und der *Perfoliata*, die schon Scheidenentwicklung unter Reduktionserscheinungen der Spreite, also bereits die Merkmale phylogenetisch jüngerer Abstammung zeigt. Weiter unten im Stammbaum knüpfen *M. Lehmannii* und *truncatellum* an, die wahrscheinlich von gemeinsamen Urformen sich ableiten. Die so überraschend weitgehende Spreitenreduktion weist *M. truncatellum* wohl mit den phylogenetisch relativ jugendlichsten Platz an unter allen Arten.

Verhältnismäßig jung müssen auch andere Formen der *Subacaulia* sein, so z. B. *M. linguiforme*. Doch führt die Internodialstauchung hier noch nicht zur vollkommenen Rosettenbildung, wie das bei vielen anderen Arten der Subacaulia der Fall ist. Diese gehören Entwicklungsrichtungen noch jüngeren Alters an. Gerade

aber *M. linguiforme* knüpft trotz der Reduktion der Internodien anderseits in seinen Merkmalen auch vielfach wieder an jene hypothetischen Urformen der Gattung an, die weder tief versenkte Stomata, noch sonderlich große Scheidenbildung, noch Gerbstoff in den Idioblasten, noch hervorragende Inkrustierungen, noch Papillen aufgewiesen haben dürften. Die interessante Tatsache, daß bei dieser Art superponierte Quirle vorkommen, weist auf eine besondere Entwicklungsrichtung hin, die von *M. linguiforme* eingeschlagen wurde.

Bestimmungstabelle

für die

untersuchten Arten unter Betonung blattanatomischer Merkmale.

A. Idioblasten im Mesophyll vorhanden
  a) Idioblasten als Gerbschläuche entwickelt
    α) Papillen vorhanden
      I. Trichomatische Fortsätze fehlen
        M. Brownii Hook. f.
      II. Trichomatische Fortsätze vorhanden
        1. Blattspitze verlängert, an der Kielkante eine kammförmige Zähnelung von Haaren
          M. pulchellum Haw.
        2. Beiderlei Merkmale fehlen
          M. Maximilianum Schlechter.
    β) Papillen fehlen
      I. Hyalines Gewebe an den Blattkanten vorhanden
        1. Wassergewebe daselbst einen deutlichen Kantensaum bildend

*) Schließzellen ganz eingesenkt

†) Blattquerschnitt sehr schmal gleichschenkelig dreieckig, Vagina rel. schwach entwickelt

M. acinaciforme L.

††) Blattquerschnitt ein + gleichseitiges Dreieck bildend, Scheide gut ausgebildet

M. perfoliatum Mill.

**) Schließzellen halb eingesenkt

†) Alle Wassergewebskanten stark gezähnelt

§) Alle drei hyalinen Kantenleisten sind zierlich ausgezackt

M. heteropetalum Haw.

§§) Die Kielkante ist wie unregelmäßig zerrissen, das seitliche Leistenpaar ist feiner gezähnelt

M. lacerum Haw.

††) Nur die Wassergewebskante am Kiel ist stark gezähnelt

M. filamentosum L.

2. Hyaliner Kantensaum + fehlend

*) Blattscheide wohl entwickelt

†) Vagina erreicht Spreitenlänge

M. vaginatum Haw.

††) Vagina kürzer als die Spreite

§) Spitze oft schwach zurückgekrümmt, feine Zähnelung am Kiel vorhanden

M. geminiflorum Haw.

§§) Spitze nicht rückwärts gebogen, Kielkante glatt

M. tumidulum Haw.

**) Blattscheide ± rudimentär

†) Blattquerschnitt auffallend schmal gleichschenkelig dreieckig

M. maximum Haw.

††) Blattquerschnitt + gleichseitig dreieckig

§) Außer dem Nebenbündelring noch ein Nebenbündelbogen

M. diversifolium Haw.

§§) Nur Hauptbündel und Nebenbündelring sind entwickelt

x) Stumpfe Zähne an den Blattkanten

M. caulescens Mill.

xx) Blattkanten ohne Zähne

y) Blattlänge 2½ bis 5½ cm

M. rubricaule Haw.

yy) dieselbe 5 bis 8½ cm

M. edule L.

II. Hyalines Gewebe an den Blattkanten fehlend

1. Spaltöffnungen tief eingesenkt

M. uncinatum Mill.

2. Schließzellen nicht tief eingesenkt

*) Inneres Wassergewebe vorhanden

†) Wachsbelag der Epidermis auch im Alter stark

§) Große, stumpfe Zähne an allen Kanten

M. deltoides Mill.

§§) Zähne an den Kanten fehlend

x) Kielkante durch ± sich vorwölbende Gerbschlauchreihen ± rauh

M. glaucum L.

xx) Solches ist nicht der Fall
M. lunatum Willd.

††) Wachsbelag im Alter ± schwindend.

§) Mesophyll der Blattoberseite auffallend chlorophyllarm, Internodien bis zur Rosettenbildung gestaucht
M. Bolusii Hook. f.

§§) Mesophyll der drei Blattseiten sich gleich verhaltend

x) Pflanze stammlose Rosetten bildend, Lokalisation stärkster Kalkoxalatkörnelung vorhanden
M. rhomboideum S. Dyck.

xx) Pflanze keine Rosetten bildend, gleichmäßige Calcium-Oxalatkörnelung

y) Blattquerschnitt gleichseitig dreieckig

z) Gerbschläuche als feine Erhebungen an der Kielkante vorspringend
M. asperum Haw.

zz) Gerbschläuche sich nicht vorwölbend, nur durchscheinend
M. blandum Haw.

yy) Blattquerschnitt nicht gleichseitig dreieckig

z) Querschnitt ± dreieckig zusammengedrückt

x) Blätter über 1 cm lang

y) Blätter 1½ bis 2 cm lang
M. drepanophyllum Schlechter.
M. virgatum Haw.

yy) Blätter 3 bis 4 cm lang
M. dilatatum Haw.
M. platysepalum Schlechter.

xx) Blätter weniger als 1 cm lang
M. falcatum L.

zz) Blattquerschnitt + halb stielrund.

x) Blatt mindestens 2½ cm lang

y) Epiderm. Wachsschicht stark entwickelt
M. Haworthii Don.

yy) Dieselbe schwach entwickelt

z) Blätter 2½ cm lang
M. filicaule Haw.

zz) Blätter 2½ bis 4 cm lang
M. productum Haw.

xx) Blätter bis 2½ cm lang

y) Epidermis glatt, Blatt frisch grün
M. aduncum Haw.

yy) Epidermis graugrün erscheinend

z) Gerbschläuche als + rauhe,

durchscheinende Punkte erscheinend
M. elegans Jacq.
M. coccineum Haw.

zz) Gerbschl. als dunkler grün. Punkte auf graugrünem Grunde
M. spinosum L.

**) Typisches, inneres Wassergewebe fehlend.

†) Partien stärkster Körnelung vorhanden, Rosetten
M. tigrinum Haw.

††) Lokalisation stärkster Körnelung + fehlend

§) Kielkante unter der Spitze sehr stark kinnartig vorgezogen
M. dolabriforme L.

§§) Kielkante nicht vorgezogen

x) Gerbschläuche sehr stark warzenartig vorspringend
M. vittatum N. E. Br.

xx) Gerbschläuche nur sehr schwach sich vorwölbend
M. Rehneltianum Berger.

b) Idioblasten nur als Schleimzellen entwickelt

α) Blattspreite auf ein Minimum reduziert, Scheide ein Kreisel mit Transversalspalt bildend
M. truncatellum Haw.

β) Blattspreite vorhanden

I. Stomata tief eingesenkt, Kreisringstruktur auf der Epidermis im Flächenschnitt
M. Lehmannii Eckl. u. Zeyh.

II. Spaltöffnungen nicht tief eingesenkt, einfaches +. polygonales Zellmosaik auf der Epidermis in der Flächenansicht

1. Blattquirle superponiert

M. linguiforme L.

2. Blattquirle opponiert

*) Hyaline Kanten + vorspringend, besonders am Kiel, Blattseiten oft stark konkav

M. inclaudens Haw.

**) Kanten nicht vorspringend, Blattseiten + konvex

M. crassifolium L.

B. Idioblasten im Mesophyll fehlend

a) Korkkappen an der Blattspitze vorhanden

α) Büschelhaare daselbst alle **auf** Emergenzbechern

I. Papillenfortsätze in der Zweizahl als nach vorn und hinten ragende Spitzen vorhanden

M. bulbosum Haw.

II. Papillenfortsätze gänzlich fehlend

M. stelligerum Haw.

β) Büschelhaare allerhöchstens zentral auf Emergenzbechern sitzend

I. Vordere Papillenspitze die Basis meist überragend, hinterer Fortsatz meist bügelartig entwickelt

M. barbatum L.

II. Hinterer Fortsatz ebenso, vorderer meist nicht über die Papillenbasis hinwegreichend (?)

M. intonsum Haw.

b) Korkkappen der Blattspitze fehlend

α) Papillen immer zum Teil trichomatisch entwickelt

I. Papillen haarförmig und oft benachbarte Zellen darstellend

1. Blätter 1 bis 2½ cm lang, an der Spitze deutlich zurückgekrümmt

M. testaceum Haw.

2. Blätter 2½ bis 3½ cm lang, ± gar nicht zurückgekrümmt

*) Blätter schon fürs bloße Auge deutlich behaart

M. Ecklonis S. Dyck.

**) Blätter, makroskopisch betrachtet, nicht behaart, aber sammetartig weich sich anfühlend

M. subincanum Haw.

II. Papillen nicht haarförmig entwickelt und zerstreut angeordnet

1. Blattquerschnitt stark längsoval, Papillen der Blattoberseite zwiebelartig mit kurzem Haarspitzchen

M. crystallinum L.

2. Blattquerschnitt nicht längsoval, sondern rundlich bis halbkreisförmig

*) Haarfortsätze auf die Blattbasis beschränkt und klein

M. floribundum Haw.

**) Haarfortsätze oft an allen Papillen vorhanden und sehr voluminös

M. echinatum Ait.

β) Papillen nicht trichomatisch ausgezogen

I. Blattquerschnitt flach längsoval

1. Blätter ganzrandig

*) Blätter stark papillös

†) Umriß der Spreite herzförmig

M. cordifolium L.

††) Derselbe nicht herzförmig

M. sessiliflorum Ait.

**) Blätter nur schwach papillös

M. glabrum Ait.

2. Blattrand tief eingebuchtet
M. pinnatifidum L.

II. Blattquerschnitt nicht längsoval
1. Inneres Wassergewebe vorhanden
*) Epidermis stark papillös
†) Blätter langgestreckt zylindrisch, bis 5 cm lang
M. Cooperi Hook. f.
††) Blätter wesentlich kürzer, höchstens 2½ cm lang
§) Querschnitt abgerundet dreieckig
M. Scönlandianum Schltr.
§§) Querschnitt halbkreisförmig
x) Blätter an der Spitze zurückgekrümmt, Querschnitt teilweise abgerundet viereckig, zum Teil stark abgerundet dreieckig
M. tuberosum L.
xx) Blätter nicht zurückgekrümmt Blattquerschnitt ± kreisrund
M. hispidum L.
M. micans L.
**) Epidermis schwach papillös
M. crassulinum DC.
2. Inneres Wassergewebe in typischer Ausbildung nicht vorhanden
*) Nebenbündelring vorhanden, deutliche Tendenz zur Papillenbildung, Blattquerschnitt ± rundlich oder halbkreisförmig
M. noctiflorum L.
**) Nebenbündelring fehlend
†) Wachskörchenschicht auf den interpapillären Epidermiszellen ± kräftig entwickelt
M. relaxatum Willd.

††) Wachsreif fehlend

§) Papillen deutlich, wenn auch fürs bloße Auge nur schwach entwickelt

M. geniculiflorum DC.

§§) Papillen kaum überhaupt angedeutet, aber die inneren Chlorophyllzellen wie bei voriger Art lang schlauchförmig

M. splendens L.

Lebenslauf.

Am 23. August 1884 wurde ich, Otto Oberstein, evangelischer Konfession, zu Koeben a. O., Kreis Steinau a. O., geboren, als Sohn des damaligen Volksschullehrers, jetzigen Magistrats-Bureauassistenten Paul Oberstein und seiner Frau Gemahlin Agnes, geb. Schöpke.

Ich empfing meine elementare Schulbildung im „Segen des Herrn", der Breslauer Volksschule 51, die ich vom Jahre 1891 an bis zur 2. Klasse einschließlich besuchte.

Ostern 1896 trat ich in die Sexta der hiesigen Oberrealschule ein. Ich verließ die Anstalt Michaelis 1905 mit dem Abiturientenzeugnis.

Mit dem Wintersemester 1905 bezog ich, völlig mittellos, die Kgl. Universität Breslau, um die Naturwissenschaften zu studieren.

Ermöglicht wurde mir das damals in erster Linie durch meinen hochverehrten, ehemaligen Lehrer, Herrn Oberrealschuldirektor Unruh, der mir über die schweren Zeiten materieller Not in den ersten Semestern hinweghalf. Er hat mir auch über meine Schulzeit hinaus in freundlichster Weise Stundenschüler zugewiesen, und durch seine gütige Empfehlung gelangte ich in den Genuß des Egersstipendiums, das ich 4 Jahre lang beziehen durfte. Ich sage ihm für seine Güte und Hilfsbereitschaft an dieser Stelle meinen wärmsten Dank.

Herzlicher Dank aber gebührt auch denen, die mir von Anfang an Verständnis und Vertrauen entgegengebracht

haben, sodaß ich all die Mißgunst und Verständnislosigkeit überwand, gegen die ich zeitlebens gekämpft habe. Ich danke an dieser Stelle vor allem meinen ehemaligen naturwissenschaftlichen Lehrern, den Herren Prof. Garbsch, Prof. Dr. Glatzel, Realschuldirektor Prof. Dr. Peche und Prof. Unverricht, ferner Herrn Realschuldirektor Prof. Dr. J. Aust und Herrn Prof. Dr. Krause†, mit in erster Linie aber auch meinem unvergeßlichen Mathematik- und Deutschlehrer, Herrn Prof. Dr. Gutsche†. Zu hohem Danke bin ich in dieser Beziehung auch verpflichtet Herrn Dr. med. Neufließ, der sich stets aufs lebhafteste für mich interessiert hat.

Ich widmete mich an der hiesigen Universität 10 Semester lang vornehmlich naturwissenschaftlichen Studien, insbesondere dem Studium der Botanik, um mich für das höhere Lehrfach vorzubereiten.

Es waren folgende Herren Universitätsprofessoren und Privatdozenten, deren Vorlesungen ich hörte, und an deren Praktika, Seminarübungen und Exkursionen ich mich beteiligte:

Abegg †, Ahrens†, Baumgartner, v. d. Borne, Bohn†, Casper, Drescher, Ehrlich, Franz, Frech, Freudenthal†, Gerhardt, Gürich, v. Hase, Hintze, Herz, Heymann, Hönigswald, Klaatsch, Kowalewski, Kühnemann, Kükenthal, Ladenburg, Lummer, Muther†, Prof. Dr. Pax, Dr. F. Pax, Riesenfeld, Rohde, A. Sachs, H. Sachs, Sackur, Schäfer, Seger, Stern, Strecker, Waetzmann, v. Wenckstern, H. Winkler, Wobbermin, Zimmer.

Ihnen allen tiefempfundenen Dank für die Kenntnisse und die Bildung, die ich ihnen schulde!

Der allergrößte Dank aber gebührt meinem über alles verehrten Lehrer und väterlichen Berater, Herrn Prof. Dr. Pax, Direktor des Kgl. botanischen Gartens und Instituts.

Nicht nur danke ich ihm reiche Förderung meines botanischen Wissens und Interesses, gerade mir persönlich hat er durch seine Herzensgüte und sein väterliches Wohlwollen sehr viel Gutes getan. Ich verdanke seiner gütigen Fürsprache die Verleihung der von Korn- und Goeppertstiftung, sodaß ich für den Abschluß meiner Studien finanzieller Sorgen enthoben wurde. Mit außergewöhnlichem, lebhaftestem Interesse ist er meinen Untersuchungen, die ich unter seiner Leitung ausführte, gefolgt, und viele gute Ratschläge hat er mir dabei erteilt. Auch hierfür verbindlichsten Dank!

Bezüglich der vorliegenden Arbeit bin ich auch dem Assistenten am Kgl. botanischen Institut, Herrn Apotheker Dr. A. Lingelsheim, für interessante Literaturhinweise zu herzlichem Dank verpflichtet. Bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials unterstützte mich durch Rat und Tat und mit liebenswürdigster Zuvorkommenheit Herr Kgl. Garteninspektor Jelto Hoelscher. Ich möchte mich auch bei ihm für seine Mühewaltung bestens bedanken. Außerdem bin ich zu ergebenstem Dank verbunden Herrn A. Berger, Kurator des Hanburyschen Bot. Gartens zu La Mortola in Italien. Er hat mir in sehr liberaler Weise lebendige *Mesembrianthemum*zweige zugesandt.

Der überaus dankenswerten Einladung des Herrn Privatdozenten Dr. Hubert Winkler zu einer Studienfahrt nach Ostafrika für Juli bis Oktober mußte ich leider entsagen; denn schon Ostern 1910 war ich einem Rufe als Assistent an die agrikulturbotanische Versuchsstation der Landwirtschaftskammer für die Provinz Schlesien gefolgt. Ich möchte in diesem Zusammenhang nicht verfehlen, auch der mannigfaltigen Anregungen zu gedenken, die ich aus Herrn Prof. Dr. Rosens phytopathologischen Kollegstunden empfing, und mich herzlichst bei ihm bedanken.

Zu außerordentlichem Dank bin ich aber meinem hochverehrten Herrn Direktor Dr. W. Grosser verpflichtet.

Auch er hat stets für mich ein reges Interesse gezeigt und ist mir beim Abschluß meiner Arbeit immer in der freundlichsten Weise entgegengekommen. Seit dem 1. April dieses Jahres bin ich in seinem Institut vor allem in Sachen des Pflanzenschutz-Nachrichtendienstes praktisch tätig.

Mittwoch, den 9. November bestand ich mein mündliches Doktorexamen.

Als Prüfungskommissare fungierten die Herren Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Buchner (Chemie), Prof. Dr. Kükenthal (Zoologie), Prof. Dr. Lummer (Physik) und Prof. Dr. Pax (in Botanik als Hauptfach). Ich bin den genannten Herren zu weitgehendstem Danke verpflichtet.